N° D'ORDRE

24

THÈSES

présentées à la

FACULTE DES SCIENCES DE BESANÇON

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE (Mention Sciences)

PAR

Georges BECKER

Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

---

PREMIERE THESE : *Observations sur l'Ecologie des Champignons Supérieurs.*

DEUXIEME THESE : *Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le 29 octobre 1953 devant la Commission d'examen

MM. R. HEIM	*Président d'Honneur*
A. TRONCHET ...	*Président*
A. JULLIEN	*Examinateurs*
A. QUANTIN	

RODEZ
IMPRIMERIE P. CARRERE
1956

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

N° D'ORDRE

24

THÈSES

présentées à la

FACULTE DES SCIENCES DE BESANÇON

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE (Mention Sciences)

PAR

Georges BECKER

Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

---

PREMIERE THESE : *Observations sur l'Ecologie des Champignons Supérieurs.*

DEUXIEME THESE : *Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le 29 octobre 1953 devant la Commission d'examen

MM. R. HEIM ..... *Président d'Honneur*
A. TRONCHET ... *Président*
A. JULLIEN ..... *Examinateurs*
A. QUANTIN .....

RODEZ
IMPRIMERIE P. CARRERE
1956

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

UNIVERSITÉ DE BESANÇON

FACULTE DES SCIENCES

DOYEN

M. L. GLANGEAUD.

ASSESSEUR

M. A. JULLIEN.

PROFESSEURS HONORAIRES

MM. P. VINCENSINI, Calcul différentiel et intégral.
J.-J. TRILLAT, Physique.
C. TOURNEUX, Chimie générale.
J. JOANNIS, Chimie appliquée.

PROFESSEURS

MM. F. CHATELET, Calcul différentiel et intégral.
Y. THIRY, Mécanique rationnelle.
P. MESNAGE, Chronométrie.
R. BAILLAUD, Astronomie.
M. DUFFIEUX, Physique.
R. PERROT, Chimie Générale.
R. JACQUEMAIN, Chimie appliquée.
A. JULLIEN, Zoologie.
A. TRONCHET, Botanique.
L. GLANGEAUD, Géologie et Minéralogie.

MAITRE DE CONFERENCES HONORAIRE

M. J. GRANIER, Chronométrie.

MAITRES DE CONFERENCES

MM. R. CROISOT, Mathématiques.
A. QUANTIN, Botanique.
N. THEOBALD, Géologie.

SECRETAIRE

M. N.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Observations sur l'Ecologie des Champignons Supérieurs

par GEORGES BECKER

OBJET RÉSUMÉ DE CE TRAVAIL. — Etude des modes de croissance des Champignons supérieurs, saprophytes, parasites ou mycorhiziques. Analyse d'exemples précis de chaque catégorie, étude sur le terrain des Champignons mycorhiziques, et conséquences qu'on peut en tirer au point de vue de la classification, de la cohésion des genres, de l'identité des espèces, de la phylogénie et de la phytosociologie forestière.

HUIUS LABORIS SYNOPSIS

Quomodo crescant largiores fungi, saprophyti, parasitici, mycorhizicive. Exempla cuiusque ordinis inquiruntur, fungi mycorhizici in situ inspiciuntur, quidque est quod hoc studium ad classificationem, ad generum cohaesionem, ad specierum veritatem, ad phylogeniam et ad sylvaticam phytosociologiam pertineat.

INTRODUCTION

Depuis longtemps les botanistes se sont intéressés à l'écologie des plantes vasculaires et en ont établi les lois. Il n'est presque plus de végétaux à chlorophylle dont grâce à eux nous ne connaissions les modalités d'existence. L'observation immédiate y pourvoit dans beaucoup de cas, plus souvent les essais de culture donnent des enseignements précieux. La phytosociologie — quoi qu'on pense d'ailleurs de la légitimité de cette discipline — a éclairci bien des cas mystérieux, et il serait injuste d'oublier ce qu'on doit dans ce domaine à la vulgaire pratique agricole et plus encore aux « tours de main » traditionnels des horticulteurs, qui, correctement interprétés sont égaux parfois à de longues observations de laboratoire. Ainsi le *Cyclamen persicum* L. offre son maximum de croissance dans un sol de p H 5. Or depuis toujours les jardiniers obtiennent ce sol d'une façon tout empirique en mélangeant

par tiers terre de bruyère, terreau de feuilles de chêne, et terreau de sapin.

De même l'écologie des champignons microscopiques est fort bien connue. La nature parasitaire de beaucoup d'entre eux, même quand leur évolution implique un cycle de plantes différentes, en a rendu l'observation aisée et la facilité de leur culture a permis de déceler les moindres détails de leur croissance, leurs nécessités nutritives et les règles de leur reproduction. De plus, beaucoup de ces parasites revêtent une telle importance économique qu'il a fallu coûte que coûte les étudier pour les combattre. L'argent a été un moteur plus puissant que l'intérêt scientifique pour accélérer ces recherches. On en dirait autant ou davantage des Levures et plus récemment des milliers d'espèces de *Pénicillium* ou genres voisins dont les espèces ont été systématiquement recherchées, isolées, cultivées et analysées pour les espoirs thérapeutiques qu'elles permettent.

En face de ces immenses travaux dont la somme déconcerte et échappe désormais à la connaissance d'un seul homme, il est curieux de constater que rien ou presque n'a été fait pour l'écologie des champignons dits supérieurs. C'est à peine si les mycologues classiques indiquent pour les espèces qu'ils décrivent la station qui leur est propre. Trop souvent, après une description, il faut se contenter d'une indication sommaire telle que : Forêts, ou : Bois mêlés, ou : Prairies, ou : Collines sous-vosgiennes. Trop heureux quand ces indications ne sont pas erronées, soit qu'elles attribuent à une station des espèces qui ne lui appartiennent pas en propre, soit qu'elles commettent une confusion.

Les mycologues d'aujourd'hui attachent plus d'importance à ces faits que les anciens considéraient sans doute comme des détails de peu de valeur, et pour toute espèce nouvellement décrite, on peut s'attendre à trouver une description de son substratum et de son environnement. Ces particularités sont utiles pour le déterminateur, mais demeurent à l'état dispersé dans la littérature et jamais encore, à notre connaissance, une vue d'ensemble de l'écologie des champignons supérieurs n'a été présentée. La seule tentative que nous connaissions est l'essai de phytosociologie que tente Jules Favre dans son ouvrage monumental sur les champignons des Tourbières du Jura.

Mais notre ambition est un peu différente. Nous nous

proposons d'étudier les rapports des Champignons, qu'ils soient saprophytes, parasites ou mycorhiziques, avec leur milieu ou les végétaux qui les entourent et d'en tirer des conséquences qui concernent à la fois les espèces elles-mêmes, leur systématique et dans un grand nombre de cas le mode d'existence des végétaux supérieurs auxquels elles sont liées.

Pourtant, depuis le début du siècle, de nombreux mycologues, çà et là, ont été frappés par quelques phénomènes évidents et répétés, tels que la liaison obligatoire de certaines espèces avec certains milieux ou certains végétaux supérieurs. Ainsi en 1901 MAIRE et DUMÉE ont présenté une liste de Champignons de Corse dans laquelle ils rangèrent les espèces selon les associations végétales et les terrains acides ou calcaires où elles avaient été trouvées. BOUDIER (1901) s'est attaché plus spécialement aux effets de la nature du terrain sur la dispersion des espèces. J. LANGE, en 1923, établit l'existence de relations écologiques entre les Champignons et leur environnement. RAMSBOTTOM (1926) décrit les méthodes qu'il considère comme adéquates à la recherche de la sociologie mycologique. GILBERT (1928) a lui aussi abordé le problème et suggéré une méthode d'observation sur le terrain.

Une nouveauté d'importance a été apportée dans cette étude par GRAHAM (1927). Cet auteur a essayé d'établir le rapport quantitatif des Champignons de Chicago, tant pour les exigences des espèces que pour leur distribution saisonnière et la distribution des carpophores dans une station choisie. WILLIAMS (1936) a étudié dans le nord de l'Ohio des Champignons qui caractérisent le climat de la forêt de *Fagus grandifolia* — *Acer saccharum*. MASON et GRAINGAR (1930), ont présenté un Catalogue of Yorkshire Fungi dans lequel sont énumérés systématiquement les Champignons trouvés par les soins de l'Union des naturalistes du Yorkshire. Mais ce travail ne comporte qu'une interprétation trop succincte des faits.

MALENÇON (1938) a étudié de très près les associations fongiques des *Quercus Ilex, Q. faginea* et *Cedrus atlantica* dans la région d'Azrou. Il a pu montrer, malgré la similitude de milieu, comment nombre d'espèces de l'Europe moyenne étaient évincées de là par les conditions excessives du climat, caractérisé par une très longue et très dure sécheresse estivale.

BAXTER (1939 et 1947) a étudié en Alaska la communauté

des Champignons avec certaines plantes vasculaires et leur degré de spécificité par rapport à leurs plantes-hôtes. Il a montré aussi leur succession selon la nature de l'évolution de la forêt.

Slipp (1942) a montré qu'il était possible d'établir une corrélation entre les *Bolets* et les différents états de la forêt dans la zone des *Thuyas* et *Tsugas* de l'Idaho.

Friedrich (1942) a étudié dans la Oetz-Valley la distribution des espèces depuis la plaine jusqu'aux prairies alpines. Les listes d'espèces sont établies d'après un certain nombre d'habitats particuliers et leur fréquence est coordonnée aux mesures climatiques.

Lind (1940) travaillant dans le nord de l'Angleterre a établi une corrélation entre le nombre des carpophores découverts et les types de sols étudiés. Dans la même région Mary Gringer (1942) a indiqué que la présence de l'ammoniaque était l'élément déterminant de la croissance des Champignons et qu'elle atteignait son maximum en automne après un minimum en été.

A l'Université d'Oxford, W.-H. Wilkins a entrepris de déterminer la relativité de l'abondance des Champignons en corrélation avec tous les éléments climatiques, pédologiques et de couvert.

Wilkins, Ellis et Harley (1937) se sont intéressés à quelques associations fongiques sans en tirer de conclusions remarquables, non plus que Wilkins, Harley et Kent (1938) qui, après avoir étudié les espèces et leur fréquence dans une forêt de *Fagus sylvatica, Quercus robur* et *Fraxinus excelsior* en rapport avec la nature du sol, son p H et la profondeur de l'humus, ont considéré eux-mêmes leurs résultats comme non concluants.

Wilkins et Patrick (1933-40) ont étudié la végétation fongique dans trois prairies de nature différente près d'Oxford du 1 janvier 1947 au 1 janvier 1948. Ils ont mesuré à chaque visite la température, les précipitations, la mouillure du sol et son pH. Ces graphiques furent raccordés à celui exprimant le nombre des carpophores recueillis, nombre qui semblait en rapport avec l'environnement mais sans que les auteurs aient pu trouver une explication satisfaisante du phénomène.

Wilkins et Harris (1946) ont étudié des carrés de 100 yards dans les forêts de *Pinus* et de *Fagus*. Ils ont dans ces carrés noté, récolté, et compté les espèces et les exemplaires

recueillis, et en même temps, chaque semaine ont mesuré les températures et les chûtes de pluie. Ils ont ainsi pu établir le rapport entre l'humidité du sol, la température et la fructification de plusieurs espèces et voir que les besoins des espèces étaient différents.

Baessler (1944) a étudié les espèces qui croissent sous les châtaigniers du Palatinat. Ayant observé 60 stations, il a établi une liste de 275 espèces dont 219 sont liées au Châtaignier, qui cependant ne possède aucune espèce exclusive. Presque toutes ces espèces sont des espèces du Chêne qui se sont adaptées au Châtaignier. Remarquons personnellement qu'il n'y a rien là rien de très étonnant, les deux espèces étant sans doute d'un chimisme fort voisin, comme le prouve la possibilité de les greffer l'une sur l'autre. L'identité ou au moins l'analogie de ce chimisme leur fait nourrir les mêmes Champignons. De même Bourdot signale comme propres aux Châtaigniers dans l'Allier nombre d'espèces rares (*Sarcodons, Calodons, Clavaires* en particulier) qu'on trouve sous les Chênes dans le Doubs.

John Grainger (1946) en Angleterre s'est occupé particulièrement de l'écologie de *Psalliota campestris*. Malheureusement nous craignons que ses conclusions ne soient faussées pour avoir confondu *campestris* et *hortensis* qui est la seule espèce cultivée.

L'étude la plus développée est peut-être celle que Morten Lange (1947) a faite sur l'écologie des Champignons d'une tourbière danoise. Il a réussi à déterminer grâce à la mesure des précipitations et des températures les périodes de fructification et a abouti à des conclusions fort intéressantes sur les « éclipses » de certaines espèces et sur les caractères si particuliers de la mycoflore dans les milieux si spéciaux que sont les tourbières.

A peu près en même temps Jules Favre (1948) explorait et étudiait les hauts marais du Jura suisse et français. Son livre désormais classique comporte une statistique et une énumération des espèces récoltées et une discussion très remarquable sur leur origine. Sa conclusion est que en dehors d'un nombre assez restreint de sphagnicoles pures, l'origine de ces espèces doit être cherchée en général dans la flore des terrains cristallins des montagnes voisines, Vosges, Forêt-Noire et Alpes et dans la flore septentrionale. En effet, la tourbière présente une acidité extrême, son p H étant voisin

de 4 seulement, et constitue au milieu des terrains calcaires du Jura des enclaves absolument extraordinaires. De plus, sa température est en général très basse à cause de l'énorme évaporation dont elle est le siège, et on peut la considérer comme un fragment de taïga demeuré à l'état de relique en pleine Europe moyenne.

Moser (1949) a étudié particulièrement la flore des forêts brûlées du Tyrol.

A.-F. Parker Rhodes, de 1949 à 1951, a établi la statistique des espèces et des carpophores récoltés dans l'île de Skokholm sur la côte ouest du Pembrokshire et proposé de leur présence et de leur dissémination une explication géographique. Il a également établi une classification des substratums et une explication des ronds de sorcières ainsi que des observations sur l'association des Champignons avec les végétaux supérieurs. Il a encore réduit en formules les lois de la présence et de la fructification des Champignons.

Tous ces travaux, les plus importants parus jusqu'à ce jour, concernent l'écologie pure des Champignons. Les plus importants sont manifestement ceux de Baessler, de Morten Lange, de Melin, de Favre et de Parker Rhodes. Ils ne doivent pas nous faire oublier les travaux plus spéciaux que nous devons à d'autres biologistes, qu'ils soient tout à fait généraux comme celui de A.-P. Kelley intitulé *Mycotrophy in plants* ou qu'ils portent sur des points plus particuliers : le chapitre du « Genre *Inocybe* » de Heim consacré à l'écologie de ces Champignons, les divers travaux de Guinier sur les Champignons et la nutrition azotée des arbres, et sur les Champignons lignicoles, Molliard (1910) qui le premier a interprété correctement le rôle chimique et la production d'ammoniaque par les mycéliums de certains Champignons. Enfin nous avons trouvé beaucoup d'indications de détail dans les grands livres classiques comme la *Flore* de Quélet (préface), *Agarics of Denmark* de J.-E. Lange (passim) *Icones selectae fungorum* de Konrad et Maublanc et dans nombre d'articles ou de publications dont nous donnons la liste dans notre bibliographie.

*
* *

Il est facile de constater que ces travaux sont d'ordre très divers. Les uns, les plus nombreux, portent simplement sur une espèce ou sur un point de détail, d'autres, ceux des

Anglais en particulier, ont tenté par des relevés consciencieux et des statistiques de toute sorte de donner une image et une explication d'une station choisie, d'autres enfin comme ceux de Morten Lange ou de Jules Favre sont consacrés au milieu si particulier que constitue la tourbière.

Evidemment, l'idéal serait de pouvoir chiffrer complètement la végétation des Champignons supérieurs et l'effort des Anglais est méritoire à ce point de vue. Mais nous ne croyons pas que cette méthode soit possible dans les stations ordinaires. Le nombre des espèces est trop grand, leurs relations avec le milieu sont trop mal connues pour que les résultats soient interprétables. De plus, le total des espèces d'une station n'est qu'un élément brut qu'il faut dissocier pour le comprendre. Dans n'importe quel coin de forêt on trouve pêle-mêle des Champignons saprophytes et mycorhiziques dont le sens est complètement différent. *Marasmius ramealis* se trouve sur n'importe quelle brindille, *Marasmius perforans* sur toutes les aiguilles d'*Epicea*. La présence de tel ou tel Bolet ou Cortinaire ne saurait être mise sur le même plan.

Quant aux études admirables qui ont été faites des tourbières, on peut dire qu'elles s'imposaient et pouvaient être menées avec une clarté parfaite à cause du caractère absolument unique et fermé de ces formations botaniques, et grâce au nombre restreint des espèces fongiques et supérieures qui les habitent. Mais à vouloir transporter la méthode de Favre ou de Lange dans des milieux plus riches ou plus variés, on arriverait à des incohérences impossibles à résoudre.

Aussi bien notre ambition est-elle très différente. Alors que tous les travaux jusqu'ici présentés sont si l'on peut dire des travaux de base, nous désirons examiner les problèmes se rapportant à l'écologie des Champignons supérieurs d'une manière plus synthétique. Profitant à la fois des observations préalables d'autrui et des nôtres propres, nous essayerons de dresser un tableau aussi complet que possible de la façon dont se comportent les Champignons dans la nature en les classant au point de vue de leurs exigences, en les étudiant dans leurs rapports avec leurs milieux et dans les associations ou si l'on préfère les synécies qu'ils constituent avec les autres végétaux.

***

Il nous était impossible d'examiner le cas de tous les Champignons. Ils sont trop, trop d'espèces sont rares, trop

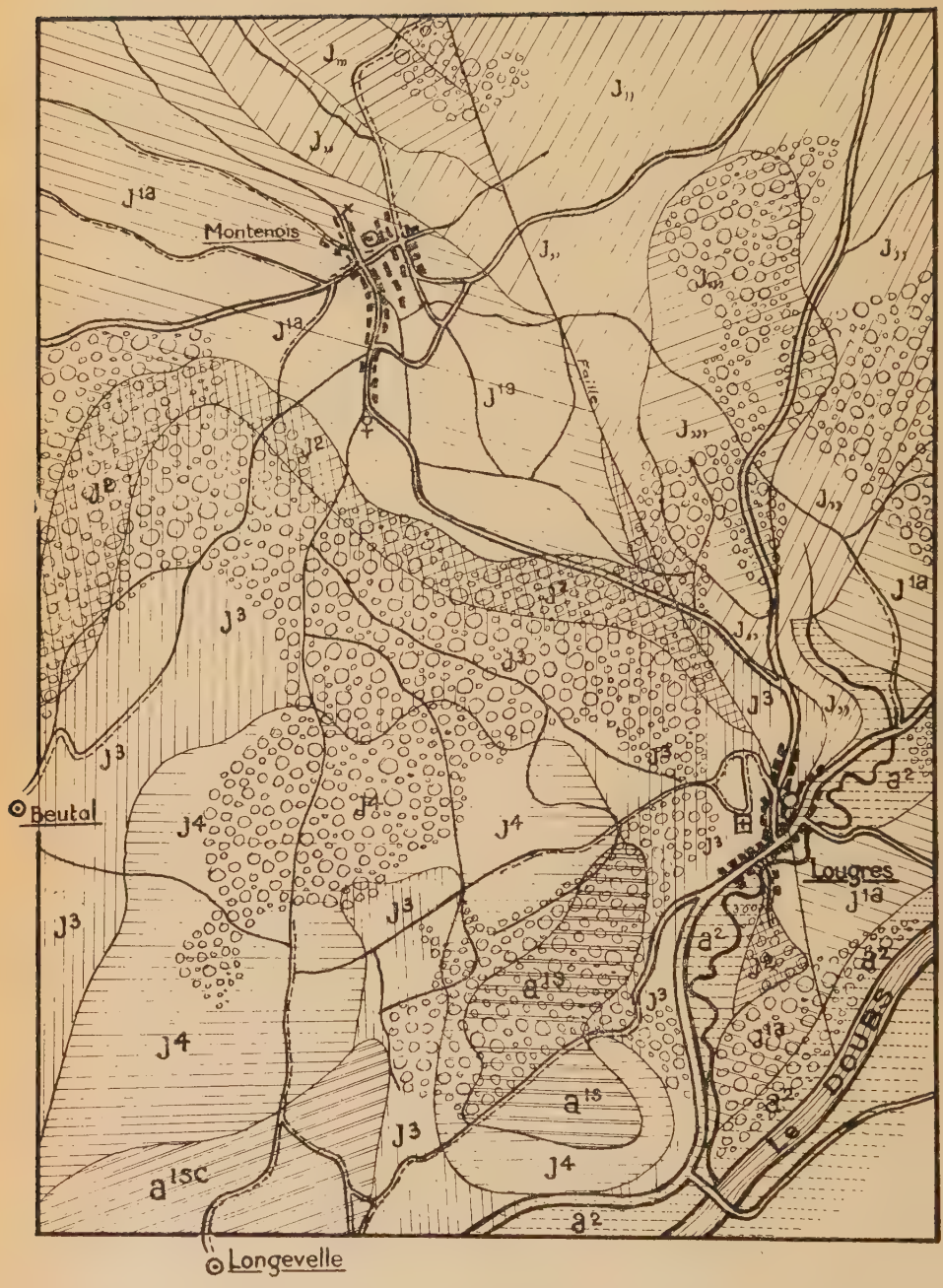
d'autres nous sont inconnues, trop d'autres ont résisté à nos efforts et à nos moyens de détermination ou d'investigation. Aussi nous contenterons-nous d'étudier pour chacune des catégories que nous avons cru pouvoir établir l'écologie de quelques espèces typiques et banales presque toujours, et auxquelles l'analyse permet d'en rapporter beaucoup d'autres.

Nous ne nous dissimulons aucunement les lacunes d'un tel travail, ni le caractère hasardeux de quelques hypothèses que nous ne confondons jamais avec des certitudes. Mais chemin faisant nous croyons avoir constaté et expliqué un certain nombre de phénomènes intéressants. Et si nous pouvons attirer l'attention des chercheurs sur eux et donner un peu plus de sens à la mycologie sur le terrain, nous aurons atteint notre but. Un Champignon n'est pas qu'un objet de laboratoire, c'est un être vivant dont la vie vaut d'être connue et étudiée de près. Le champ qui s'ouvre ainsi aux investigations de la science est immense et il nous apparaît si énorme qu'il faudra encore une somme incalculable d'observations de détail avant de pouvoir l'éclairer complètement.

*
* *

De peur que le lecteur éventuel ne donne à nos observations une généralité excessive, nous croyons devoir spécifier les différentes régions où elles ont été faites. — 1. Le plus grand nombre tient à la région sud du Pays de Montbéliard, sur le terrain des communes de Lougres, Montenois, Sainte-Marie, Longevelle, Bretigney, Beutal et Bavans, soit 2.000 hectares de forêts de toutes essences à une altitude variant de 300 à 450 mètres sur une grande variété de terrains, et la même superficie de terres cultivées et de prairies. — 2. Aux environs de Belfort où se rejoignent les systèmes vosgien et jurassique. — 3. A Héricourt (Hte-Saône). — 4. A Aibre (Doubs). — 5. Dans les Vosges du sud et particulièrement dans le massif du Ballon d'Alsace. — 6. Dans les Vosges du nord aux environs de Ste-Odile. — 7. Dans les Alpes de Savoie aux environs de Moutiers. — 8. En Normandie aux environs de Falaise. — 9. Au cours de très nombreuses herborisations dans la chaîne du Lomont et sur le Plateau de Maîche qui de 800 à 900 mètres d'altitude s'étend de Maîche à Morteau et comporte outre d'immenses pâturages de magnifigues forêts d'*Abies* et de *Picea* et de nombreux hauts-marais.

Il nous est impossible de livrer ce travail au public sans nous acquitter de nombreuses dettes de reconnaissance auprès de ceux dont l'aide et les conseils nous ont permis de le mener à bien, en premier lieu M. Roger Heim, Directeur du Muséum, Membre de l'Institut; puis MM. Ph. Guinier, ancien Directeur de l'Ecole des Eaux-et-Forêts; M. P. Bugnon, Doyen de la Faculté des Sciences de Dijon; M. R. Kuhner, Professeur à Lyon; M. H. Romagnesi, Professeur à Paris; M. F. Margaine, à Hérimoncourt et surtout M A. Tronchet, Professeur à Besançon, qui a mis à notre disposition avec une patience inlassable tout son savoir, toute son immense expérience et toute sa bilbiothèque. Qu'ils soient tous ici remerciés pour la bienveillance qu'ils nous ont témoignée, les erreurs qu'ils nous ont empêché de commettre et pour les informations inédites dont ils nous ont autorisé à faire état.



a^2 alluvions modernes, a^{1s} alluvions anciennes à éléments siliceux, a^{1sc} alluvions anciennes à éléments siliceux et calcaires, J^4 Sequanien, J^3 Rauracien
J^2 Oxfordien, J^{1a} Callovien supr, J_{II} Bathonien, J_{III} Bajocien

Carte forestière et géologique des environs de Lougres (Doubs)

I. — DEFINITIONS

D'après leur mode d'existence, on peut classer les Champignons assez grossièrement mais avec efficacité en trois séries :

1° *Les Saprophytes.* Ce sont ceux qui vivent uniquement de matières organiques mortes ou inertes (bois, feuilles mortes, terreau, fumier, excréments, etc...).

2° *Les Parasites.* Ce sont ceux qui vivent aux dépens d'organismes vivants, le plus souvent des arbres, quelquefois d'autres Champignons, plus rarement des végétaux herbacés.

3° *Les Mycorhiziques.* Il n'y a pas longtemps qu'on a soupçonné leur existence, et pourtant ce phénomène de la mycorhize (1) est sans doute de toute première importance pour la biologie des végétaux supérieurs. On distingue les mycorhizes endotrophes, qui vivent à l'intérieur des racines, qui sont assez bien connues déjà et dont nous n'avons pas à nous occuper ici, et les mycorhizes ectotrophes qui entourent les racines ou les radicelles d'un feutrage plus ou moins épais. Ces mycorhizes sont impossibles à identifier dans le sol, car une même racine est presque toujours gaînée de plusieurs mycéliums tellement intriqués les uns dans les autres qu'on ne saurait les isoler. Mais ils se révèlent par leurs fructifications, qui permettent en partie leur étude. D'autre part l'extension de ce phénomène conduit à admettre qu'il s'agit non pas d'une symbiose véritable, le mycélium ne pénétrant pas la racine, mais d'une commensalité à bénéfices réciproques, beaucoup d'arbres étant liés à leurs champignons propres et ne pouvant s'en passer.

Toutefois, cette distinction est trop séduisante et trop claire pour être vraie. Beaucoup d'espèces chevauchent les catégories et peuvent selon les cas appartenir à l'une ou à l'autre. Ainsi *Armillariella mellea* vit en saprophyte sur les souches mortes et en parasite sur les arbres vivants qu'elle fait périr. C'est sans doute que tout substratum ligneux, vivant ou mort, lui convient, à moins qu'on ne puisse distinguer dans cette espèce des races biologiques adaptées à l'une ou l'autre

(1) L'orthographe correcte de mycorhize exigerait deux r. Mais la forme avec un seul r est si habituelle en français que nous l'avons adoptée sans trop de scrupules.

nourriture. Il est certain déjà que l'*Armillariella mellea* des Sapins n'est pas celle des feuillus et si les différences ne sont pas suffisantes pour créer des espèces nouvelles, elles sont cependant visibles et leur distinction peut être utile en matière forestière.

De même, s'il y a des champignons saprophytes purs et qui le sont toujours comme ceux du terreau, il en est d'autres qui peuvent être ou saprophytes ou mycorhiziques. Ainsi le très commun *Tricholoma terreum* est toujours mycorhizique sous les conifères et presque toujours saprophyte sous les feuillus. Les exemples de cette sorte pourraient être multipliés. Citons seulement pour fixer les idées *Polypilus sulfureus* qui ne croît que sur les arbres vivants en face de *Pleurotus ostreatus* qui avec une préférence pour les souches mortes, peut aussi attaquer l'aubier des bois tendres comme le Noyer. Considérons aussi le cas d'*Agrocybe cylindracea* qui est un demi-parasite du Peuplier, le préférant mort mais le colonisant aussi vivant sans d'ailleurs lui infliger de malaise apparent.

Il faudra donc toujours avoir présent à l'esprit ce fait que quand on définit un champignon comme appartenant à l'une des séries, ce peut toujours être une prétention controuvée un jour ou l'autre par l'événement, et tel champignon, tenu pour mycorhizique et toujours trouvé tel dans la nature, comme *Boletus luridus* se comporte au laboratoire comme un simple saprophyte et fructifie en tube de culture (KÜHNER).

On est obligé à propos de ces trois séries de se poser une question qui pour le moment ne peut obtenir qu'une réponse probable. A laquelle appartenaient les premiers champignons? En l'absence de tout document possible, la simple raison inciterait à croire que les premiers furent des saprophytes purs, les parasites n'ayant pu se manifester que par une adaptation postérieure à leurs victimes dans l'évolution et les mycorhiziques n'ayant pu que suivre leurs hôtes. Quant aux champignons aujourd'hui existants, ils ne peuvent en rien nous renseigner. En effet, des genres aussi évolués que les Amanites sont mycorhiziques, tandis que les *Lépiotes* ou les *Volvaires* sont saprophytes. A l'autre bout de l'échelle les *Clavaires* de grande taille sont mycorhiziques et les petites saprophytes.

Pour distinguer au premier coup d'œil les saprophytes des mycorhiziques, il y a un caractère qui ne trompe pas et qui, nous semble-t-il, n'a jamais été noté : Tout Champignon

dont le stipe se termine nettement et se trouve recouvert d'une zône corticale jusqu'à son extrême base (*Bolets, Hygrophores, Lactaires, Russules,* etc...) a toutes chances d'être mycorhizique. En voici l'explication : les mycorhizes, profondément enfouies, au moment de fructifier délèguent à la surface du sol des filaments mycéliens souvent volumineux au sommet desquels se forment les primordiums. Tandis que les saprophytes, qui sont nourris par le mycélium lui-même, ont une base de stipe hérissée de filaments mycéliens, souvent de rhizoïdes, et il est souvent difficile de dire où commence le mycélium et où s'arrête le stipe. Cette distinction est particulièrement évidente dans les genres *Psalliota, Rhodopaxillus, Coprinus, Panaeolus,* etc... Mais elle n'est pas absolue et certains champignons, tels que les *Tricholomes,* sont mixtes à ce point de vue, et bien que mycorhiziques, sont cependant enveloppés d'un réseau mycélien souvent abondant.

Quant à la distinction entre Champignons calcicoles et calcifuges, elle a été faite depuis longtemps et de nombreuses listes des uns et des autres ont été publiées. Mais cette distinction est extrêmement grossière. A peine peut-on distinguer avec sécurité les espèces qui exigent une absence totale de calcium, dont celles des tourbières sont le type, et celles qu'on ne rencontre au contraire que dans les terrains basiques. Cette question est entièrement à reprendre et il faudrait des milliers de mesures pour déterminer à propos de chaque espèce quelle variation de pH elle est capable de supporter. Ce serait le seul moyen d'obtenir des données précises et positives sur un problème qui n'a encore été abordé que d'une façon un peu impressionniste.

En résumé, la distinction entre les trois catégories écologiques de Champignons supérieurs, utilisée avec prudence, peut rendre de grands services pour l'intelligence de leur vie et l'étude des Champignons à ce point de vue conduit à des constatations parfois surprenantes concernant l'identité des espèces, la cohésion des genres et même la phylogénie de familles entières.

II. — LES SAPROPHYTES

Les Saprophytes, qui vivent de matière organique inerte, sont parfois polyphages, plus souvent spécialisés d'une façon plus ou moins étroite. Tantôt ils sont exclusifs d'un milieu donné, tantôt d'une température, tantôt d'un degré hygrométrique, et très souvent leur substratum est ce qu'il est non pas pour ses qualités en soi mais parce qu'il leur fournit au mieux les conditions physiques et chimiques nécessaires. Si cette question offre peu de difficultés, elle demande cependant des observations et des mesures précises qu'on peut d'ailleurs réaliser au laboratoire, ces espèces étant en général dociles à la culture.

On conçoit donc facilement que les Saprophytes soient les Champignons dont l'aire de dispersion est la plus étendue et d'autant plus étendue que les milieux qui leur sont nécessaires sont plus communs. C'est le cas en particulier de tous les coprophiles dont beaucoup d'espèces couvrent les deux hémisphères. De même les lignivores indifférents comme *Armillariella mellea* se rencontrent du cercle polaire aux Indes sous des formes variées. Mais ceux qui sont spécialisés dans leur nourriture ont une aire de dispersion qui coïncide avec celle de leur substratum nécessaire. Ainsi *Marasmius buxi* qui colonise les feuilles du buis est intérieur à l'aire de cet arbuste ou lui est inférieur, car on ne le trouve pa partout où il y a du buis.

Pour la commodité de notre exposé, nous distinguerons les Saprophytes en quelques catégories que nous étudierons successivement avec exemples à l'appui :

1. Fimicoles et coprophiles,
2. Humicoles,
3. Lignicoles,
4. Terricoles,
5. Praticoles,
6. Foliicoles,
7. Divers.

Ces distinctions sont à peine opérées d'habitude, ou seulement dans le détail des espèces. Nous verrons qu'elles ont une portée beaucoup plus générale, tant au point de vue spécifique que générique.

A) Les Fimicoles et les Coprophiles

Nous distinguerons ici deux sous-catégories particulières, réservant le nom de fimicoles aux espèces qui ne croissent que sur le fumier chaud et en fermentation, ou alors en été sur les bouses et crottins isolés quand la température extérieure est suffisante. Il suffit d'avoir vécu à la campagne dans un pays d'élevage et d'avoir monté au printemps des couches chaudes pour acquérir sur ce point des précisions particulières.

En pratique, les fimicoles sont propres au fumier de cheval qui seul chauffe par fermentation ou tout au moins au fumier mêlé de cheval et de bovidés. Car outre sa propriété de chauffer — souvent jusqu'à 70° — le fumier de cheval présente une constitution aérée et lacuneuse qui permet dans l'intérieur de la masse une circulation gazeuse favorable. Le fumier de vache au contraire est tellement colmaté par la consistance même des bouses qui sont une véritable pâte qu'il est imperméable et ne permet la croissance que des organismes anaérobies.

Prenons l'exemple de *Coprinus sterquilinius*, caractéristique du fumier chaud. On voit apparaître ses fructifications dans la masse du fumier dès qu'après la première fermentation la chaleur retombe aux environs de 40°. A ce moment-là, tous les carpophores se trouvent à l'intérieur du fumier et il faut avoir à le remanier pour s'en apercevoir. Il est fréquent que le mycélium, volumineux, hérissé de primordiums et facilement repérable envahisse toute la masse. Puis quand la température baisse aux environs de 30°-20°, les carpophores arrivent à la surface. Que s'est-il passé? Au début, ils ont fructifié dans les lacunes de l'ensemble où l'atmosphère est saturée de vapeur d'eau, tandis que la chaleur émise par le tas empêche toute condensation à l'extérieur. Ensuite, l'intérieur de la masse se tasse, la chaleur diminue et le mycélium s'avance vers l'extérieur. Les carpophores se montrent alors au dehors au lever du jour, au moment même où l'air est le plus humide et s'évanouissent au lever du soleil. Si l'air est parfaitement sec après quelques jours de vent d'est, ils cessent d'apparaître. Mais aussitôt que le vent tourne à l'ouest et se trouve chargé de vapeur, on assiste à une éclosion massive qui est justement interprétée comme un signe de pluie par les paysans. Elle atteste avant qu'on en ait pris conscience le changement d'orientation du vent.

En résumé : de 40° à 30°, *Coprinus sterquilinius* croît à l'intérieur du fumier de cheval. De 30° à 20°, il fructifie à l'extérieur et sa fructification coïncide avec le degré hygrométrique maximum. Au-dessous de 20°, il disparaît.

Mais *Coprinus sterquilinius* est un des plus gros Coprins fimicoles. A côté de lui se voient beaucoup de toutes petites espèces, ténues et fugitives, comme *velox, hemerobius, radiatus* et beaucoup d'autres dont JOSSERAND a opéré la culture en chambre et réalisé une étude classique. Dans la nature, ces petites espèces ont un mode de croissance très analogue. Indifférents à la saison, on les trouve — il faut se lever matin — à la surface et surtout sur les flancs des fumiers et souvent sur les crottins « du jour » ou presque. Leur développement est donc instantané. Le mois d'avril et le mois de septembre sont cependant les plus favorables parce que la température alliée à la longueur des nuits favorise la formation de brouillards tièdes qui leur semblent nécessaires. En effet, la pluie arrête immédiatement leur croissance.

Quant à leur cycle de végétation, on peut le définir ainsi. Les spores de ces espèces se trouvent répandues à la surface des prairies avec le fumier, elles sont absorbées avec l'herbe par les animaux et se trouvent prêtes à germer dès leur expulsion. Le fait qu'on en observe sur des crottins frais en administre la preuve.

Il est curieux d'observer que plus ces Coprins ont besoin de chaleur et d'humidité, plus ils sont fugaces. Au contraire les grandes espèces relativement charnues et solides — comme *comatus* ou *atramentarius* sont des champignons « froids » et ne croissent pas sur le même substratum.

Le plus classique des Champignons du fumier est certainement le Champignon de couche *Psalliota hortensis*. Mais son cas est trop connu pour qu'il soit nécessaire d'y insister. Rappelons seulement qu'à l'état de nature il croît dans les champs cultivés et non dans les prés, sur les fragments de fumier enterrés par les labours. La culture ne fait que reproduire ces données en les systématisant. Elle utilise du fumier qui déjà deux fois digéré par des bactéries nitrifiantes présente une concentration maximale d'éléments azotés en même temps qu'une température voisine de 20°. Ce fumier disposé en meules est recouvert d'une chape de terre très dure appelée gobetage dont l'obstacle seul force la fructification. Ces particularités facilement observables font de *Psalliota hortensis* le

seul champignon dont la culture industrielle ait pu être entreprise.

***

Les coprophiles sont ceux — sensu nostro — qui croissent non pas sur le fumier proprement dit, qui est un milieu particulier, défini par sa masse, sa température, son chimisme original, mais sur les excréments isolés qui n'ont pas les mêmes caractères. Leur masse est insuffisante pour qu'une fermentation chaude puisse s'y établir. De plus, soumis comme ils le sont aux agents atmosphériques, tantôt ils se désagrègent, tantôt ils se dessèchent et deviennent cartonneux au point qu'en certains pays déshérités ils servent de combustibles. Toutefois, nombre d'espèces sont communes sur les deux habitats, qu'elles soient indifférentes ou simplement préférentes de l'un ou de l'autre. De plus le fumier mort et totalement décomposé peut nourrir toutes les espèces coprophiles, justement parce qu'alors il n'est plus du fumier.

Ces restrictions apportées, il est intéressant d'examiner le sort d'une bouse de vache du printemps à l'automne. Au début, il ne se passe rien de visible. Mais un premier travail intérieur s'opère par le moyen des larves qui la percent de galeries dans tous les sens, en même temps que le soleil et la pluie la revêtent d'une croûte imperméable. Ces deux phénomènes sont essentiels. Les galeries d'insectes permettent l'aération intérieure et la pluie déconcentre peu à peu les éléments organiques dont l'excès interdit toute végétation. Ce n'est qu'après 15 jours au minimum qu'on voit apparaître successivement les Champignons : les Coprins fugaces d'abord qui semblent ne coloniser que la surface. Puis au bout de 6 semaines *Coprinus niveus* qui crève la croûte pour apparaître. Leur succèderont peu à peu *Stropharia semiglobata* et enfin divers *Panaeolus* qui croîtront encore quand la bouse aura disparu. On peut donc admettre que les plus fragiles espèces se contentent des éléments les plus bruts, et que les plus solides ont besoin d'éléments plus élaborés.

Ce n'est d'ailleurs là qu'une succession typique, dans laquelle nous avons fait intervenir les espèces les plus connues, mais elles peuvent être remplacées par d'autres d'exigences analogues ou croître en même temps.

Les excréments humains ou de carnivores ont leur flore particulière. Des Strophaires en particulier leur sont liées et

spécialement des espèces comme *Strypharia merdaria* (1). On ne s'en doute pas toujours parce qu'elles croissent souvent quand l'excrément a déjà disparu et ne fait plus que donner au sol où il s'est décomposé une richesse organique particulière. La présence de ces champignons le long des sentiers en dit assez long sur leur origine. Mais nous avons observé plusieurs fois *Stropharia aeruginosa* croissant parmi les débris d'os et de plumes attestant la décomposition d'un corbeau ou d'une buse. Il n'est pas excessif de penser qu'il s'agit de champignons spécialisés dans les ptomaïnes et des recherches seraient utiles à ce sujet.

On peut aussi classer comme fimicoles au même titre que *Psalliota hortensis* des champignons tels que *Agrocybe precox* et *dura, Panaeolus subbalteatus* ou *Aleuria vesiculosa* qui apparaissent constamment dans les champs copieusement fumés et dont le mycélium est nourri par les fragments de fumier enterré.

Notons seulement pour mémoire que les fimicoles et les coprophiles appartiennent tous dans nos régions à des espèces à spores foncées et plus particulièrement aux genres *Coprinus, Panaeolus* et *Stropharia* pour ne citer que les principaux. C'est là un phénomène trop évident pour avoir échappé aux mycologues, même les premiers. Que Fries ait établi le terme *Coprinus* en est un signe suffisant.

B) Les Humicoles

Pour la commodité, nous infléchissons un peu le sens habituel de ce terme et l'employons pour définir les champignons de l'Humus, et nous employons humus dont son sens strict de débris végétaux décomposés. Les types en sont le terreau de couche, le terreau de feuilles, la vieille tourbe, la sciure décomposée. Cet humus existe partout dans la terre végétale, mais n'ont droit à l'appellation de champignons humicoles que ceux qui croissent dans les accumulations authentiques de ce substratum. En fait, les amoncellements suffisants sont assez rares dans la nature, en dehors des

(1) Cette espèce que nous trouvons très communément dans les pâturages de la montagne sur bouse de vache est beaucoup plus rare dans la plaine où nous ne l'avons découverte que sur excréments humains ou de renard.

sapinières et des pessières où la lente décomposition des aiguilles peut en produire des couches de 15 à 20 cm. d'épaisseur. On le trouve aussi dans les trous et les fossés des bois feuillus, le long des chemins, ce qui explique cette flore spéciale des bords des sentiers que tous les mycologues connaissent. Enfin l'homme fabrique de l'humus pour ses besoins particuliers, spécialement horticoles, soit en conservant du fumier jusqu'à sa décomposition totale, soit en procédant de même avec les feuilles mortes. Ce milieu si spécial a ses champignons à lui, et presque ses genres.

a) *Terreau de couches.* — Il semble être le milieu idéal de *Volvaria gloiocephala* qui y produit parfois d'énormes carpophores capables de bouleverser des semis. Le fait qu'on le trouve aussi autour des meules de paille confirme cette station. Ce n'est pas où était la paille qu'on trouve cette Volvaire, mais autour de la meule où s'accumulent et pourrissent en couche épaisse les glumes des épis. *Volvaria pusilla* y croît aussi, mais est loin d'être exclusive, car son exigüité lui permet de se satisfaire du moindre dépôt d'humus quelconque là où il s'en trouve (1).

Par ailleurs, beaucoup de coprophiles colonisent aussi ce milieu qui n'est après tout que du fumier dans son dernier état.

b) Plus riche est le *terreau de feuilles.* Il constitue l'habitat idéal de nombreuses espèces qui l'utilisent de façons différentes et parfois collaborent à sa formation. L'étude du terreau de sapin à ce point de vue est très instructive. La surface est constituée par une couche d'un centimètre d'aiguilles sèches ou à peine attaquées par les espèces acicoles dont nous parlerons plus tard. Au-dessous, les aiguilles à demi décomposées forment une masse compacte, un vrai gâteau aggloméré par un lacis continu de mycéliums divers et impossibles, sauf exceptions, à identifier.

Or on peut dire que la Flore du terreau de feuilles a, comme celle du fumier, un caractère générique. Nombre de Lépiotes, de Clitocybes, de Rhodopaxilles, de Volvaires, de Psalliotes et de grands Ascomycètes lui sont liés. Il faut tou-

(1) Cette gracieuse espèce est fréquente dans une station assez inattendue : les cercles de *Lyophyllum Georgii.* Elle y profite certainement des réserves d'azote accumulées par le Champignon principal dont elle prend sa petite part.

tefois distinguer encore deux catégories différentes, les Champignons annuels et les vivaces. Les annuels sont représentés surtout par les Volvaires (*loveyana, trilobata, media*) dont l'apparition est toujours imprévisible et ne se reproduit pas deux fois de suite à la même place. Ces Champignons toujours rares sous nos latitudes sont le caprice même. A noter que la Volvaire exotique *esculenta* se cultive sur terreaux divers (de paille de riz, de feuilles de bananiers, de débris de café [Heim]) dans tous les pays tropicaux.

Mais les vivaces sont les plus nombreux. Outre qu'on reconnaît ce caractère au fait qu'on les retrouve plusieurs années de suite sur les mêmes stations, elles ont presque toutes la propriété de croître en cercles dont nous avons étudié ailleurs la formation. Toutefois, des observations plus nombreuses et plus serrées nous permettent maintenant d'apporter des précisions supplémentaires à ce sujet.

Voici le cas d'un humicole pur, *Lepiota rhacodes*. Ses exigences sont telles qu'elle prend naissance là surtout où un sapin brisé est tombé sur le sol, ce qui détermine la chûte de toutes les aiguilles et leur accumulation en couche épaisse. Ou encore dans les coupes à l'endroit où les bûcherons ont entassé et abandonné les branches des sapins abattus. Il est facile de voir naître la station, représentée la première année par deux ou trois individus. On la voit ensuite s'étendre sur sa périphérie et avancer très vite dans les années humides où elle peut donner jusqu'à cinq fructifications successives, et elle disparaît aussitôt qu'elle atteint la couche ordinaire d'humus qui ne lui suffit plus. On la trouve également dans les amas d'écorces décomposées qui fournissent un humus analogue. Elle n'a aucune exigence spéciale en fait de température et se montre aussi bien en plein été qu'en arrière automne, pourvu que la pluie soit suffisante, et manque totalement en cas de sécheresse (1).

Le cas de *Lepiota procera* est très différent. Elle n'est pas spécifique du terreau, puisque dans les terrains granitiques ou gréseux et par conséquent acides, elle est très ubiquiste et se montre aussi bien dans les champs, les prairies ou les bois. Au contraire, dans les terrains calcaires, on ne la trouve

(1) J. Favre nous a confirmé cette constatation en nous disant que dans le Jura sa station typique était constituée par les énormes fourmilières qui dans les forêts de Conifères sont faites d'une agglomération d'aiguilles dépassant parfois le volume d'un mètre cube.

que sur le terreau de sapin qui seul dans un tel milieu lui offre l'acidité nécessaire. Encore n'y atteint-elle jamais la taille gigantesque qu'on lui voit dans les Vosges, comme si ce substratum n'était pour elle qu'un pis aller. De plus, dans ce milieu, ses dates d'apparition sont très irrégulières. Alors que dans les prés ou les champs le « St-Michel » est un Champignon typique du mois d'octobre, il apparaît sous les sapins dès le 15 août s'il pleut assez, sans que la chaleur le gêne.

Un caractère particulier aux grandes Lépiotes et aux espèces acidiphiles en général, c'est qu'elles ne semblent pas capables de fixer l'azote comme les espèces du calcaire. *Lepiota procera* en offre la démonstration. Elle croît en cercles souvent très étendus dans les prairies, mais ils ne sont décelables qu'au moment de la fructification, aucune trace verte ne les signalant comme il est régulier pour les *Clitocybe* ou *Rhodopaxillus* calcicoles. La seule exception nette que nous ayons constatée à cette règle est celle de *Clitocybe gigantea* qui dessine des cercles puissants dans les prairies vosgiennes si différentes sur ce point des prairies jurassiques où les cercles visibles sont souvent innombrables.

La plupart des petites Lépiotes voisines de *felina* sont également propres au terreau de feuilles, mais leur exiguité se contente de peu de chose.

Si l'on veut bien considérer les Champignons des termitières (*Termitomytes*) étudiés par Heim et qui sont si voisins des Lépiotes, on verra qu'eux aussi sont des Champignons de l'humus représenté ici par les détritus végétaux expulsés par les termites.

Le genre *Psalliota* est lui aussi presque exclusivement adapté à l'humus, et on ne peut guère en exclure qu'*hortensis* et *villatica*, qui sont fimicoles, *arvensis* et *campestris* qui sont praticoles. Mais le plus grand nombre d'espèces dessine des cercles plus ou moins étendus dans les sapinières et parfois dans les feuillus. Tous ont le même caractère de posséder un mycélium profondément enfoui et qui n'apparaît jamais en surface, contrairement à celui des Lépiotes, des Clitocybes ou des Rhodopaxilles. Ils utilisent dans la couche de terreau la partie la plus décomposée et concourent encore à sa désagrégation comme il est aisé de le constater en comparant le terreau à l'avant et à l'arrière du mycélium. Encore consistant et formé d'éléments reconnaissables à l'avant, il est devenu

pulvérulent à l'arrière et on saisit là sur le vif ce qu'est l'activité des grands Champignons dans l'évolution de la couverture des sols.

La fructification de toutes ces Psalliotes n'est pas saisonnière. Si elle atteint son apogée normale en septembre, il arrive aussi qu'elle commence dès le mois d'avril et se continue presque sans interruption jusqu'aux gelées, à moins d'une sécheresse. Mais il nous a été impossible de définir les facteurs qui déterminent une année à Psalliotes ou une année qui en est dépourvue.

*
* *

Parmi les Champignons de l'humus, les plus intéressants à étudier sont sans doute *Rhodopaxillus nudus* et *Clitocybe nebularis*, ne serait-ce qu'à cause de leur vulgarité. Notons au passage qu'ils ne sont pas exclusifs de l'humus, puisqu'on les trouve l'un et l'autre dans les prairies (1), mais l'humus est cependant leur milieu naturel le plus favorable et celui où ils fructifient le plus. Et excusons-nous s'il le faut d'étudier le comportement de Champignons très communs et sans prestige. Nous pensons justement que ce sont les plus importants puisqu'ils sont seuls à fournir un nombre considérable d'observations et que chacun à leur propos peut à volonté vérifier les conclusions auxquelles nous sommes arrivé.

Ces deux Champignons sont grandement parallèles et comparables, et ils administrent la preuve que les humicoles n'ont pas de saison propre. En effet, on voit leurs myceliums parfaitement reconnaissables apparaître à la surface du sol — blanc pour le Clitocybe et bleu pâle pour l'autre — dès qu'en fin d'été la température moyenne descend avec des pluies suffisantes au-dessous de 15°. Le mycélium se présente d'abord comme une simple furfuration presque impalpable, s'épaissit peu à peu jusqu'à couvrir le sol d'un voile continu, puis tout à coup disparaît. Cette période de végétation intense est donc suivie d'un repos apparent pendant lequel le mycélium, rentrant en lui-même si l'on peut dire, organise ses réserves et prépare ses primordiums. Dès que la température

(1) Nous tenons à spécifier que c'est bien *Rh. nudus* que nous observons couramment dans les prairies, et non *saevus* ou quelqu'une de ses formes. Bien que la chose n'ait jamais été signalée, *Rh. nudus* est aussi praticole et ce fait est sans doute responsable de la confusion extrême qui a longtemps régné dans le groupe des *Rhodopaxillus* teintés de bleu ou de violet. L'espèce fantôme *Rh. personatus* est une simple contamination entre la description des deux espèces citées plus haut.

moyenne se stabilisera au-dessous de 10° centigrades, la fructification s'établira et si elle est généralement unique pour *Clitocybe nebularis*, *Rhodopaxillus nudus* peut fournir plusieurs volées successives, parfois tout l'hiver quand le froid n'est pas suffisant pour geler le sol. Mais quoique considérés comme espèces automnales, ces deux champignons sont fort capables de fructifier avec abondance en mai-juin si les mêmes conditions de température et d'humidité qu'en octobre sont réunies. Le fait est rare, mais en juin 1950 où du 1er au 20 sont tombées des pluies froides et où le thermomètre n'a pas atteint plus de 14 degrés, on a assisté à une poussée extraordinaire qui n'a en rien compromis celle de l'automne suivant.

Mais comme pour les Coprins, un autre phénomène entre en ligne de compte. La fructification ne peut se produire qu'en atmosphère saturée de vapeur d'eau. Si en juin 1950 ces deux espèces ont fructifié dans toutes les sapinières, nous n'avons pu découvrir un seul carpophore dans les cercles nombreux que nous connaissons à l'air libre, non plus que sous les feuillus. Il est probable qu'à cette saison-là une hygrométricité suffisante ne peut s'établir que sous les sapins ou les épiceas, grâce à l'énorme surface d'évaporation que constitue un sapin mouillé, multipliée encore par celle des aiguilles tombées et des mousses qui se gorgent d'eau et la restituent peu à peu grâce à une capillarité parfaite. Le sol d'une sapinière est comparable pour ses propriétés physiques à celui des tourbières, au moins quand il est trempé, mais avec cette différence qu'il se dessèche en été avec une rapidité extrême, sans doute à cause de l'absorption puissante dont il est l'objet de la part des racines des arbres. Tandis que dès le mois de septembre, le mouvement de la sève étant arrêté, il ne sèche plus une fois qu'il a été mouillé. Ce phénomène suffit à expliquer pourquoi les champignons saprophytes des sapinières sont les derniers de la saison et croissent quand ceux des feuillus ont déjà terminé leur cycle, les pluies d'été étant rarement assez longues et continues pour provoquer leur apparition.

En résumé, on peut dire que les champignons de l'humus sont indifférents aux saisons et fructifient à toute époque de l'année qui leur fournit leurs conditions nécessaires.

Exceptions caractéristiques. — L'humus produit quelques espèces vernales comme *Morchella conica*, beaucoup de

Pezizes et un petit nombre d'*Agarics* dont *Clitocybe vermicularis* serait le type. On pourrait simplement constater le fait. On peut aussi hasarder une explication. Beaucoup de champignons ne semblent fructifier que quand un obstacle mécanique ou physique s'oppose à la croissance du mycelium. C'est le cas de *Psalliota hortensis* qui, le gobetage bloquant sa végétation, fructifie par réaction de défense, de *Psalliota campestris* quand la sécheresse joue le même rôle, de *Rhodopaxillus nudus* qui est bloqué par le froid et fructifie après. On peut admettre que les Champignons du printemps sont dans le même cas, mais à un degré supérieur seulement. L'hiver entier serait nécessaire à leur bloquage, et cette hypothèse serait conforme à la tradition jurassienne qui veut que les Morilles soient d'autant plus abondantes que l'hiver a été plus froid et qu'il soit inutile d'en chercher après les hivers dits « pourris ».

C) Les Lignicoles

A vouloir classer rigoureusement les habitats, on s'aperçoit qu'on s'expose à des hésitations. Si des lignicoles purs comme des Pleurotes, les Lentins ou la plupart des Polypores (sensu lato) sont des champignons du bois mort qu'ils digèrent par leurs puissantes diastases, il en est d'autres qui ont besoin de bois déjà décomposé par d'autres et dont on ne sait si c'est encore du bois ou déjà du terreau. Le cas de Champignons comme *Volvaria bombycina* et *volvacea*, ou comme *Pluteus patricius* est caractéristique. On voit la première émerger du trou creusé par un pic dans un arbre creux, la deuxième couvrir les souches anciennes, et le troisième coloniser les tas de sciure de ses touffes majestueuses. Sont-ce de vrais lignicoles, ou simplement l'humus de lignine leur est-il nécessaire? Nous opterions pour la deuxième hypothèse, car ces trois espèces

Fig. 1. — Masse mycélienne et fructification de Pluteus patricius

étaient des champignons fréquents sur la tannée, substratum devenu introuvable et qui n'était déjà plus de l'écorce, après les fermentations qu'il avait subies. D'ailleurs certaines espèces comme *Clitocybe cyathiformis*, communes à la fois dans les prés et les bois, ne forment nulle part d'aussi gros carpophores que dans les tas d'écorces pourries avoisinant les scieries.

Ce milieux à la fois ligneux et humique est la station classique de quelques espèces fort rares et aberrantes, comme les *Lepiota haematosperma* et *Badhami* ou l'étonnant *Queletia mirabilis* que nous avons observé une fois — c'est la dernière fois peut-être qu'il a été vu — dans un monceau de fagots abandonnés et pourris.

On peut considérer que ces espèces forment une transition raisonnable entre les humicoles pures et les lignicoles pures. Celles-ci sont infiniment nombreuses et des genres entiers ne sont représentés que par des lignicoles. Les Exobasidiées, les Tremellacées, la plus grande partie des Porés et parmi les Agaricales les genres *Pholiota, Flammula, Hypholoma,* beaucoup de *Mycena* et de *Marasmius* sont liés au bois d'une manière ou d'une autre.

Mais la simple observation permet d'évaluer la différence entre un *Mycena corticola* pour qui l'écorce des arbres est un simple support et un *Dryodon coralloides* dont le puissant mycélium digèrera toute la substance d'un hêtre ou d'un sapin morts pour en extraire ses fastueux carpophores. Aussi peut-on distinguer les lignicoles en lignicoles internes et externes. Cette distinction n'est ni oiseuse ni de pure forme, car elle a une valeur générique. Ainsi, si presque tous les Porés enfouissent leurs mycéliums à l'intérieur du bois qu'ils digèrent parfois si dangereusement, le genre *Lenzites* enveloppe le bois de son mycélium qui ne dépasse pas la couche externe, si bien que le carpophore d'un *Lenzites saepiaria* se détache tout entier de son support sur lequel il semble seulement appliqué, alors qu'un *Daedalea* ne peut être enlevé de sa souche sans déchirure de la souche ou de lui-même.

Or si on veut considérer dans son ensemble un genre comme *Marasmius* dont beaucoup de représentants sont lignicoles, on s'aperçoit que tous ont un mycélium intérieur au bois qui les supporte tandis que les *Mycena* lignicoles (mises à part quelques grandes espèces comme *galericulata, inclinata* ou *grammopodia* qui n'attaquent d'ailleurs que les souches déjà décomposées par les Porés et où elles succèdent géné-

ralement à *Coriolus versicolor*) n'ont que des mycéliums externes et duveteux très fragiles et généralement visibles à l'œil nu.

Quant aux grands Agarics lignicoles (*Pholiota, Flammula, Hypholoma*) leur mycélium est toujours interne et plus ou moins dévorant. En général plus grande est la taille de l'espèce et plus ses ravages dans le bois sont considérables. La petite *Pholiota mutabilis* n'entame pas les souches à plus d'un centimètre de profondeur tandis que le volumineux *Pholiota destruens* ramollit très rapidement de larges portions d'un tronc de peuplier abattu.

Ces lignicoles (à part les petites espèces qui n'ont pas d'apparitions fixes) sont des champignons d'automne et attendent pour fructifier le moment où leurs supports sont gorgés d'eau et ne risquent plus la dessication. Il semble qu'une sélection sévère n'ait permis de se reproduire régulièrement qu'aux plus tardifs et les Pleurotes en particulier qui sont des champignons hivernaux peuvent geler et dégeler plusieurs fois sans en souffrir, de même que tous les *Exobasidiums* gélatineux à qui en revanche la dessication est fatale.

*
* *

Les espèces lignicoles perennantes ont des crises de croissance au printemps et en automne, périodes correspondant à la plus grande pluviosité. Les parasites au contraire, comme nous le verrons plus loin, apparaissent ou croissent en mai et en août à des époques qui correspondent au flux le plus abondant de la sève.

De tous les Champignons lignicoles, le plus intéressant à étudier est sans doute le très vulgaire *Armillariella mellea*. Ce champignon dont il semble bien exister des races différentes selon les essences auxquelles il s'attaque, est tantôt saprophyte, tantôt parasite. Il peut envahir un arbre vivant et le tuer en détachant son écorce grâce aux innombrables rhizomorphes qu'il insinue entre celle-ci et le bois. Une fois l'arbre mort il se comporte comme un saprophyte ordinaire et le digère peu à peu jusqu'aux moindres racines. Mais son comportement est très différent suivant les régions, et dans une même région suivant les stations où il se trouve.

Ainsi, dans le Jura du Nord, on n'observe que très exceptionnellement son parasitisme dans les forêts où il est cepen-

dant très commun comme saprophyte des souches mortes. Mais son parasitisme est très fréquent dans les vergers ou sur les souches isolées. Il arrive même dans les vergers que cheminant le long des racines des arbres atteints il rencontre les racines des autres et les contamine à leur tour. Les pommiers y sont particulièrement sensibles. En forêt, le seul exemple de parasitisme que nous ayons observé concerne un hêtre géant dont l'âge doit être au minimum de 350 ans et qui se trouve sans doute à bout de course. Au contraire, dans l'Ouest et les environs de Paris, nous l'avons vu parasiter en forêt diverses espèces et les forestiers l'y considèrent comme un fléau très grave. Nous ne faisons ici que signaler ce fait, nous réservant d'en fournir l'explication dans le chapitre consacré aux Champignons mycorhiziques.

Exemples de croissance de Champignons lignicoles

Marasmius ramealis. — Une tige de ronce de l'année précédente a séché après sa fructification et présente au mois de juin un bouquet de *Marasmius ramealis*. Ils persistent un mois puis disparaissent. Au mois de septembre, elle en présente une trentaine qui apparaissent en déchirant l'écorce morte. Après cette deuxième fructification, la tige est considérablement ramollie. Elle donnera encore quelques exemplaires au printemps suivant puis tombera en ruines.

Mycena corticola. — Cette espèce colonise la base moussue d'un pommier tous les ans à fin octobre. Quoique la mousse retienne une épaisseur non négligeable d'humus, les Mycènes sont greffées sur l'écorce même et traversent l'obstacle pour éclore. Mais il est impossible de découvrir la trace de la moindre lésion. Le mycélium, quoique invisible, doit être purement superficiel et le rôle de la mousse — s'il existe — n'est que celui d'un bouclier et d'une réserve d'humidité. On comprend d'ailleurs la saison tardive de son apparition, car vivant sur un support exposé à un dessèchement instantané, elle ne peut croître que dans les périodes de longue humidité réalisées seulement à l'arrière automne.

Pleurotus serotinus. — Cette espèce passe pour rare, mais ne l'est pas. Comme son nom l'indique, elle est extrêmement tardive et n'apparaît pas avant la seconde quinzaine de novembre, mais quoique plus gélifié que *Pleurotus ostreatus*, il est beaucoup plus frileux et sa fructification est presque toujours inhibée par les premières gelées. Cependant, les années où l'automne est longuement doux et humide, il se

révèle très répandu. Son cas est celui de nombreux champignons considérés comme rares uniquement parce que leur fructification est soumise à d'étroites limites. Les conditions sont-elles réunies, l'abondance des fructifications prouve que le mycélium est commun si les carpophores ne le sont pas.

Pleurotus ostreatus. — On pourrait le croire parasite, mais il n'en est rien. En voici la preuve. Un obus a éclaté en novembre 1944 à quelques mètres d'un noyer limitrophe de notre verger, lui arrachant de nombreux lambeaux d'écorce et lui infligeant de graves blessures. Dès l'année suivante, toutes les plaies présentent de beaux exemplaires de *Pleurotus ostreatus*. Peu à peu l'écorce forme des bourrelets cicatriciels qui se rejoignent sur les ouvertures et en 1950 toutes les plaies sont refermées. En 1951, ledit noyer est abattu. Nous l'avons suivi à la scierie et avons constaté qu'à la place des plaies ne demeuraient que les traces d'un bois haché par les éclats, le bois sain étant demeuré intact. Il y a d'ailleurs certainement dans ce cas une réaction vitale de l'arbre attaqué qui se défend par son chimisme contre l'envahisseur. Le résultat de la lutte dépend surtout de la vigueur de la victime et de la gravité de la blessure qui a permis au parasite de s'introduire dans le bois.

Coriolus versicolor. — Un pommier ayant reçu à sa base un gros éclat d'obus, un tiers du tronc s'est trouvé privé de sève et s'est nécrosé. Dès l'année suivante, cette partie morte s'est trouvée envahie par *Coriolus versicolor* selon une densité que nous n'avions jamais vue. Le bois mort envahi par ce champignon s'est ensuite délité et s'est détaché peu à peu du corps de l'arbre laissant une large cicatrice béante au-delà de laquelle le bois était vivant et intact. Mais cet arbre déséquilibré s'est écroulé sous l'effet du verglas.

Bulgaria inquinans. — Ce curieux Ascomycète envahit l'écorce et seulement l'écorce des chênes aussitôt qu'ils sont abattus et fructifie sur cette écorce tant qu'elle n'est pas détruite. Mais on ne signale généralement pas que cette espèce croît aussi sur les charmes abattus. Deux habitats aussi différents posent un problème curieux. Nous avons constaté que si les chênes sont envahis dès leur abattage, les charmes ne le sont que l'année suivante, quand leur écorce très dure et imperméable est ramollie par les intempéries et sans doute par différents microorganismes.

De plus, alors que c'est l'écorce du chêne qui sert de

substratum aux *Bulgaria*, c'est le mince aubier du charme qui est colonisé. Et s'il a été plus rarement observé sur ce milieu, c'est qu'il est rare qu'un tronc de charme soit abandonné deux ans en plein air. Il y faut un oubli ou un accident peu probables. Toujours est-il que cette dualité d'habitat pose une autre question. L'écorce du chêne est extrêmement riche en tanin tandis que le Charme est à peu près dépourvu de cette substance. Il faut donc admettre que *Bulgaria inquinans* est indifférente au tanin et qu'elle recherche simplement un substratum poreux comme l'est l'écorce du chêne, ou le bois de charme qui se ramollit très vite en plein air.

Pluteus patricius. — Nous n'avons jamais observé ce magnifique Champignon dans la nature, mais très communément sur les tas d'écorce ou de sciure des scieries. Son mycélium puissant agglomère les écorces de toute espèce, avec une préférence pour celles des conifères, en masses souvent énormes et qui doivent présenter une sorte d'organisation élémentaire. En effet, chaque masse mycélienne fournit non pas des individus dispersés de façon anarchique, mais une touffe souvent considérable d'individus densément connés. C'est que la masse mycélienne affecte une disposition piriforme, c'est-à-dire qu'elle se développe largement en profondeur mais n'atteint la surface que par une pointe où se formeront les carpophores. La date de ses apparitions est très capricieuse et va du premier printemps à l'extrême automne, réglée seulement par l'abondance des pluies nécessaires à la mouillure d'un milieu aussi grossièrement spongieux. Mais si *Pluteus patricius* donne sur écorces des exemplaires énormes et fasciculés, il fructifie aussi sur la sciure. Ce milieu lui est cependant moins favorable, car il y croît en exemplaires modestes et isolés tellement différents des autres que si les caractères anatomiques ne faisaient foi, on ne pourrait croire à la même espèce.

Polyporus giganteus. — C'est un spécialiste des souches de hêtre. Il apparaît sur elles trois ans après l'abattage et y forme parfois des carpophores monstrueux, tantôt latéraux, tantôt organisés verticalement autour d'un axe central, et d'un développement presque instantané. Il ne lui faut pas 48 heures pour atteindre sa taille du jour où apparaît sa fructification. Sa taille est fonction de la saison. Il apparaît n'importe quand d'avril à octobre, mais les exemplaires vraiment monstrueux sont ceux du mois de juin. La puissance de sa végétation lui permet de faire disparaître en poussière les plus grosses souches en trois ou quatre ans.

D) Les Terricoles

Il est difficile de séparer par une juste définition ce qui est terre et ce qui est humus. Toute terre végétale, même la plus pauvre contient de l'humus et ce qu'on appelle la terre crue — c'est-à-dire l'argile inerte de la profondeur — même ramenée à la surface doit assez vite se charger de débris organiques. La seule espèce d'Agaricales que nous ayons observée sur ce milieu est *Laccaria laccata* sous des formes minuscules. Mais la terre ordinaire des bois héberge en particulier les Inocybes et *Clitopilus prunulus,* qui peut être terricole ou mycorhizique. Dans le premier cas, on voit apparaître le mycélium à la surface, avec son odeur caractéristique, sous forme d'un velouté blanc. Les exemplaires produits par ces mycéliums autonomes sont minces et faibles et correspondent à la description que font les auteurs classiques de *Clitopilus orcella* et que figure LANGE. Au contraire les Clitopiles mycorhiziques sont beaucoup plus massifs et atteignent parfois des dimensions extraordinaires.

La terre nue est aussi le terrain d'élection d'un grand nombre d'Ascomycètes dont les stations favorites sont les ornières lisses et dépourvues de végétation des chemins forestiers.

E) Les Praticoles

Le cas des saprophytes praticoles est extrêmement épineux et leur écologie demandera encore de longs travaux pour être tirée au clair. Il ne suffit pas qu'un champignon pousse dans l'herbe pour être qualifié de saprophyte. Le cas des Hygrophores des prés est significatif à ce propos, et nous avons, croyons-nous, établi par une méthode fort simple qu'ils sont tous des mycorhiziques alliés à l'herbe. Psalliota campestris et toutes les Psalliotes des prés sont évidemment saprophytes, de même que toutes les petites formes des genres *Mycena, Coprinus, Omphalia, Naucoria, Agrocybe, Marasmius, Stropharia,* etc... qui peuplent les prairies. Mais l'embarras commence avec les grands *Clitocybes* dont *geotropa* est le type ou avec les *Rhodopaxillus.*

C'est que ces champignons, s'ils sont purement saprophytes dans les forêts où ils consomment l'humus, se comportent comme des parasites dans les prairies où ils font mourir l'herbe avant de la digérer. Il est bon, pour com-

prendre, d'examiner de près la croissance d'un cercle de *Clitocybe geotropa*.

Au mois d'avril, on voit le mycélium proliférer sur la face externe de l'ancien cercle sous forme d'un épais feutrage blanc qui envahit les mousses, les débris divers et la base des herbes. Au mois de juin, ce mycélium externe disparaît après avoir gagné en profondeur où il s'établit. On voit alors, si le mycélium est vigoureux (il y a une grande différence de vitalité d'un cercle à un autre) toutes les herbes périr et le cercle est souvent aussi nu qu'un sentier. Si l'on opère une fouille à cet endroit, on trouvera la terre toute blanche de mycélium jusqu'à 10-15 cm. de profondeur et une analyse chimique révèle une teneur telle en produits azotés qu'elle est mortelle pour toutes les phanérogames. La mort des herbes n'est donc pas un fait de parasitisme, mais une conséquence secondaire de la présence et de l'activité du mycélium. Qu'une fois les herbes mortes elles soient digérées ne change rien à l'affaire. La preuve en est que par les années constamment humides, les herbes ne meurent pas et au contraire manifestent une végétation affolée, parce que la pluie dilue les composés nitrés à mesure que le mycélium les fixe et en réduit la dose à celle d'un engrais tolérable. Une autre preuve, c'est que le cercle est vert là où le mycélium est mort, parce que les composés qu'il avait accumulés y sont tout à coup libérés et profitent aux herbes voisines.

Cette situation dénudée du cercle se maintiendra jusqu'à la fructification qui s'échelonne selon les années de fin octobre à fin novembre, à l'époque où la température moyenne oscille entre 0° et 5° et où l'humidité atmosphérique est au maximum. Après la fructification, le mycélium demeure inerte ou même disparaît sauf sur sa bordure extérieure, qui seule demeurée active assurera au printemps l'offensive prochaine.

Tous les mycéliums circulaires n'ont pas la même virulence.

Nous avons observé, comme capables de faire mourir l'herbe, outre *Clitocybe geotropa* : *Rhodopaxillus nudus, irinus* et *panaeolus, Clitocybe nebularis, maxima* et *gigantea, Lyophyllum Georgii, Marasmius oreades*. Or, à part cette dernière espèce, les autres peuvent toutes être aussi des espèces de l'humus, et en fait on les trouve surtout dans les très vieilles prairies où la couche superficielle du sol n'est qu'un lacis de racines mortes ou vivantes. Si bien que dans ces milieux,

ces Champignons, non contents d'utiliser l'humus disponible, en fabriquent pour leur propre usage en faisant mourir par voie chimique et en digérant les plantes qu'ils rencontrent sur leur chemin. Il ne s'agit donc pas de symbiose, puisque les herbes meurent, ni de parasitisme puisqu'elles meurent avant d'être assimilées.

Quelques cas particuliers

Psalliota campestris. — Les Champignons les plus communs sont les moins observés, parce qu'on les croit trop faciles ou trop connus. Il n'en est rien. Les habitudes de *Psalliota campestris*, observées de près, sont assez surprenantes. On admet généralement qu'il est coprophile et qu'à ce titre il est plus fréquent dans les pâturages. C'est une erreur absolue. D'après nos relevés, sa densité est identique dans les pâtures encloses et dans les prairies naturelles voisines qui ne reçoivent jamais aucun engrais. C'est un Champignon de l'humus, mais de l'humus naturel, et avant tout un champignon de la terre tassée.

Son cycle de végétation est tellement régulier qu'il est facile de l'observer. Il apparaît au début de toutes les périodes humides qui succèdent aux sécheresses chaudes, et presque aussi bien au printemps qu'en automne. Mais ses conditions de croissance sont plus complexes que ne le laisse entrevoir cette première indication. Il disparaît toujours de mai à fin août, quelles que soient les conditions extérieures, et ne croît jamais quand le sol est saturé d'eau. La température extérieure lui est indifférente, puisqu'il apparaît au 15 août quand la moyenne est encore de 20° ou plus et continue jusqu'à la Toussaint où elle est voisine de 0°. Qu'il pleuve huit jours de suite et que le sol soit mouillé à fond, il disparaît définitivement. Au contraire, il peut fructifier avec abondance par une sécheresse totale.

En voici l'explication. Son mycélium parfaitement visible à l'œil nu et facilement repérable aux cercles qu'il dessine parfois dans l'herbe manifeste par temps pluvieux une vigoureuse végétation. Que le sol se dessèche, cette végétation se bloque, et on constate bientôt tout le long des cordons mycéliens la formation de minuscules renflements qui ne sont autres que des primordiums. Ceux-ci pourront rester en sommeil jusqu'à ce que les conditions extérieures soient favorables. Et ce n'est pas la pluie qui provoque le développement des carpophores, mais l'humidité nocturne. La sagesse popu-

laire qui les appelle champignons de rosée a parfaitement raison. La condensation de la vapeur d'eau humecte la nuit non seulement l'herbe mais la terre elle-même fissurée en tous sens par les rongeurs et les insectes, et les mycéliums retiennent cette eau à la manière du papier buvard. Ce phénomène explique la date d'apparition de ce Champignon : il lui faut des nuits longues, car dans les nuits trop brèves, le dépôt de rosée est insuffisant pour le nourrir, et le seuil normal de cette longueur se trouve aux environs du 15 août, moment précis où commencent ce qu'on appelle « les grandes rosées ».

Quant à ses stations, j'ai dit qu'il demandait seulement un sol tassé. Celui des pâtures, piétiné par le bétail, répond à cette exigence et il n'y est nulle part plus abondant qu'au bord du sentier tracé par les vaches le long de la barrière ou autour des arbres qui leur servent d'abri. De même dans les vieilles prairies qui sont telles quelles depuis un siècle parfois, le sol est incroyablement compact, tandis que les prairies artificielles et récentes supportent sur leur sol ameubli toutes sortes de Champignons mais pas *Psalliota campestris*.

En somme, il lui faut un complexe de conditions écologiques qui sont loin d'être réalisées tous les ans :

1° un sol compact;

2° une période pluvieuse pour le mycélium;

3° une période chaude et sèche pour sa maturation;

4° une période de nuits longues et de fortes rosées pour sa fructification.

Il n'est pas parlé des conditions chimiques du terrain qui semblent indifférentes, avec peut-être une préférence pour les terrains calcaires.

Remarquons encore qu'il en existe côte à côte au moins deux races différentes à l'intérieur de l'espèce : l'une qui ne forme que des mycéliums sporadiques et probablement annuels, l'autre qui se développe en cercles visibles et vivaces. Impossibles à séparer spécifiquement, ces deux formes sont distinctes statistiquement, les exemplaires des cercles étant toujours plus forts, plus massifs, plus réguliers que les sporadiques, plus rares aussi. On peut en signaler aussi une forme vernale qui croît en mars-avril dans les sapinières, mais nous n'avons pu l'observer que deux fois, il est vrai en masse, dans l'espace de vingt ans, ce qui est insuffisant pour en tirer des conclusions.

Bovista gigantea. — C'est encore un de ces champignons à mycélium commun et à fructification rare. Il s'établit le plus souvent dans les vergers où son existence demeure inaperçue jusqu'à la formation des carpophores. Nous en avons vu ainsi un cercle de plus de 10 mètres de rayon et comptant 35 exemplaires dans un verger où jamais on n'avait constaté sa présence, bien qu'on dût le traverser tous les jours, et l'inattention ne peut être invoquée pour des champignons pesant de 2 à 5 kgs. La taille de ce cercle supposait un âge d'une vingtaine d'années au moment de la fructification qui eut lieu après la grande sécheresse de 1949. Il est d'autre part exact que ces monstrueux carpophores atteignent leur taille définitive en 24 heures, pour le plus grand étonnement des témoins.

Lepiota acutesquamosa. — Humicole typique, avec une préférence pour les humus de composition inattendue tels que ceux des dépotoirs, des allées de jardins, ou des abords de fermes. Souvent aussi dans la sciure complètement décomposée. Ce Champignon manifeste deux poussées, une première faible au printemps, une seconde en automne, plus abondante. Son puissant mycélium, facilement observable en milieu meuble, forme parfois des masses compactes, agglomérant tous les objets voisins, morceaux de bois, boîtes de conserves, débris de toute espèce. Ce mycélium est vivace et s'étend aussi loin que lui permet le milieu, avec cette particularité rare chez les humicoles qu'il reste fertile sur toute sa surface et ne se limite pas à un cercle. Sans doute le milieu des dépotoirs constamment rechargé et riche par nature s'oppose-t-il à son épuisement.

C'est le type du Champignon qu'on peut trouver partout et dans les stations les plus inattendues. Ainsi nous l'avons observé plusieurs fois sur le crassier d'une fonderie, milieu stérile entre tous et où cependant il prospérait à merveille. Un examen chimique de ce terrain n'a révélé qu'une poussière inerte et vitrifiée, dépourvue de toute matière soluble apparamment assimilable.

Calocybe constricta. — Peut-on le classer parmi les humicoles? Sans doute. Nous avons observé deux fois seulement cette rare espèce, la première quand nous faisions notre service militaire dans l'artillerie montée. Il s'était montré à profusion entre les pavés des abords d'une écurie, milieu irrigué tous les jours par l'urine des chevaux et saturé

d'azote. La deuxième fois dans un coin de verger où avait été déversé le produit de nettoyage d'un poulailler qui s'y était résolu en une masse noirâtre. Dans chaque cas un humus hyperazoté au point d'être mortel pour les phanérogames et qui paraît nécessaire à cette espèce. On pourrait s'en étonner, mais précisément on reconnaît là son homologie avec *Calocybe Georgii*. La seule différence est que ce dernier fait mourir l'herbe en concentrant lui-même son azote, tandis que *constricta*, sans doute incapable de cette même activité, s'est adapté aux nitrites préfabriqués là où le hasard les lui fournit. Tout laisse penser qu'il serait cultivable, mais son amertume enlèverait tout intérêt à cette opération.

Les Inocybes. — Tous les *Inocybes* que nous avons examinés au point de vue qui nous occupe — sans pouvoir toujours les déterminer — se sont trouvés saprophytes et en général humicoles et spécialement forestiers. Presque tous croissent dans des sols poreux et légers, d'où leur préférence pour le terreau de sapin qui en héberge beaucoup, pour le bord des chemins où s'accumule le sable produit par l'usure des pierres, pour les talus de terre rapportée, pour le sable des dunes même le plus stérile en apparence. Il vaut peut-être la peine de noter à leur propos que si certains arbres leur semblent plus favorables, ce sont ceux comme le charme ou le tilleul dont les feuilles se décomposent dès leur chûte, au contraire de celles de chêne ou de hêtre qui résistent trois ou quatre ans.

F) Les Foliicoles

Ils sont spécialement représentés par les genres *Marasmius* et *Mycena*, mais l'un et l'autre utilisent les feuilles d'une façon très différente. On peut dire que les Mycènes les « lèchent » et se contentent du limbe, tandis que les Marasmes implantent leur mycélium à l'intérieur des nervures ligneuses. Il suffit d'examiner la végétation de *Mycena mucor* qui est peut-être le champignon le plus commun de nos forêts pour s'en rendre compte. Quand il pleut en octobre, les feuilles mortes de hêtre sont parfois tapissées universellement de ces minuscules carpophores, si petits que beaucoup de Mycologues ne les ont jamais vus, d'autant plus qu'ils sont souvent sous les feuilles et non dessus. Un relevé nous en a donné 215 au décimètre carré, et comme la situation était identique d'un bout à l'autre d'une immense forêt, leur nom-

bre devait être incalculable. Son mycélium, toujours parfaitement visible, se présente comme un lacis anarchique de filaments hyalins qui enveloppent la feuille de toutes parts sans la pénétrer. Il disparaît totalement par le sec et se développe avec rapidité par les temps très humides et froids. Il ne fait sans doute qu'absorber le peu d'éléments solubles qui se trouvent alors sur la feuille colonisée déjà par des bactéries diverses. L'examen de la feuille avec une forte loupe permet de suivre sur leur trajet tous ces filaments qu'on ne voit nulle part y pénétrer.

Les Marasmes agissent tout autrement et s'implantent avec vigueur dans les parties les plus dures de la feuille. *Marasmius androsaceus* ne sort jamais du limbe, mais toujours des nervures des feuilles de lierre, *Marasmius buxi* de celles du buis et ainsi de suite. Le plus facile à observer ne serait-ce qu'à cause de sa prodigieuse abondance est *Marasmius perforans* qui est le premier occupant des aiguilles d'épicéa tombées. Qu'on prenne la peine d'examiner une des aiguilles d'où sort le champignon et de la couper en travers, un examen à la loupe révèlera la nervure centrale toute blanche de mycélium. Au contraire *Mycena vulgaris* dont l'habitat est le même succède à *Marasmius perforans* et son mycélium ne fait qu'envelopper l'aiguille déjà prédigérée, ou s'il est à l'intérieur, il est si faible qu'on ne peut le déceler. Les exemples de ce genre pourraient être largement multipliés, mais toujours semblables, ils seraient fastidieux. Toutefois une longue étude serait à entreprendre sur les lois de succession des Champignons des feuilles mortes et on verrait qu'elles sont attaquées d'abord par de toutes petites et faibles espèces comme celles que nous venons d'étudier, puis, déjà à demi décomposées, par des espèces plus grosses qui en agglomèrent plusieurs, comme *Collybia hariolorum*, *Marasmius urens*, *Marasmius alliaceus*, *Clitocybe infundibuliformis*, jusqu'au moment où réduites en humus pur et simple elles deviennent le milieu type des grosses espèces qui marquent le climax de ce substratum. On peut donc dire que les Champignons foliicoles sont aussi des humigènes.

G) Divers

Plusieurs saprophytes semblent exiger des milieux spéciaux, souvent inattendus, parfois inexplicables. *Morchella*

rotunda, par exemple, recherche les milieux azotés et sucrés. C'est pourquoi on la trouve dans les places d'artichauts et de topinambours où elle profite de l'inuline qui abonde dans ces végétaux, sur les vieux marcs de pommes et plus encore au pied des panneaux d'affichage où la terre est saturée de colle à l'amidon et de débris de papier. Mais nous l'avons vue fructifier aussi avec abondance, en Alsace, à la surface d'une plaque de ciment armé recouvrant un abri dans la forêt et nous ne saurions expliquer sa présence dans une station aussi extraordinaire. Elle aime aussi les maisons brûlées, la terre souillée de sang des tranchées et des trous d'obus, en général tous les endroits où elle peut utiliser des matières organiques concentrées. De là sa fidélité à l'homme qu'elle suit dans tous ses habitats, au rebours d'autres espèces comme *conica*, spécialiste du terreau d'*Abies pectinata* par exemple.

***

S'il y a des champignons des hydrocarbones, il y a aussi des champignons de la potasse parmi lesquels il faut compter tous les champignons qui poussent sur les charbonnières ou dans les bois brûlés. Il suffit parfois d'un simple foyer de touriste et de quelques cendres pour provoquer leur apparition. Mais toutes ces espèces sont bien connues et apprennent peu de chose. Elles ne font guère que poser une question : Comment se fait-il que des Champignons introuvables dans toute une région apparaissent immédiatement après le passage du feu? Nous serions tenté de supposer que les spores ou les mycéliums de toutes les espèces se trouvent partout, et qu'ils n'attendent que l'occasion physique ou chimique de germer ou de fructifier.

Les Champignons des charpentes entreraient aussi dans le cadre de notre étude. Mais ayant déjà été étudiés d'une façon exhaustive respectivement par Lutz et Heim, nous n'avons pas à y revenir, si ce n'est pour remarquer que leur connaissance est due beaucoup plus à leur intérêt économique qu'à tout autre chose. Ce sont des ennemis dont il faut se défendre, et pour se défendre il faut connaître.

Beaucoup d'autres habitats particuliers pourraient être étudiés, mais gonfleraient sans grand profit cette étude, et ils peuvent tous se ramener à l'une ou l'autre de nos catégories. Ainsi les Champignons poussant sur les coques de faînes ou de glands ou encore sur les cônes de pins ou de sapins sont

en réalité des lignicoles. Ceux qui poussent sur des champignons morts ou dépérissants, tels que *Volvaria loveyana* sur *Clitocybe nebularis,* nos deux espèces de *Nyctalis* sur les Russules et les Lactaires, les *Collybia cirrhata* et *tuberosa* sur les squelettes de Russules, les saprophytes de la tourbe, ne font qu'utiliser des humus spéciaux auxquels ils sont adaptés.

Il nous faut cependant noter encore que les « petites Lépiotes » très rares dans la vraie nature sont au contraire très fréquentes aux environs des grandes villes. Kühner a pu trouver la presque totalité de leurs espèces au bois de Vincennes, alors que la moitié à peine sont signalées pour toute la Franche-Comté. De même aux environs de Lyon. L'explication de ce phénomène ne paraît pas douteuse (1). Outre le grand nombre d'arbres exotiques plantés dans les parcs ou les jardins urbains, les foules qui les hantent y abandonnent constamment des débris inattendus et le tout doit former çà et là des « microsubstratums » de chimismes très variés qui conviennent spécialement à ces champignons capricieux entre tous et qui sont étrangers aux grandes forêts naturelles (2). Leur densité paraît liée à celle de la présence humaine, ce qui fait que les mycologues ruraux sont condamnés à les ignorer toute leur vie.

*
* *

En conclusion de ce chapitre, on peut dire qu'il n'y a pas pour ainsi dire de milieu naturel qui n'ait ses Champignons supérieurs propres, que les saprophytes recherchent avant tout les milieux azotés ou potassiques (tous les humus sont riches en potasse) et que parallèlement aux microorganismes du sol, ils concourent à la décomposition des matériaux bruts abandonnés par les végétaux supérieurs et les font rentrer dans le cycle toujours recommencé de l'assimilation. Mais il est impossible d'affirmer que tel champignon est lié à tel substratum, car on est toujours démenti par l'événement. Même ceux qui paraissent les plus spécialisés finissent par

(1) Hypothèse renforcée par Heim. Selon cet auteur qui dispose d'une longue expérience des flores exotiques, les Lépiotes sont un genre surtout tropical et nombre de nos rares petites Lépiotes en particulier seraient les témoins chez nous égarés d'une série qui n'y est pas tout à fait chez elle et qui s'y aventure souvent à la faveur de l'acclimatation de végétaux supérieurs.

(2) Ces vues sont trop simples, et la rencontre récente d'un grand nombre de petites Lépiotes dans une forêt parfaitement naturelle nous oblige à les réviser. (Note au cours de l'impression).

être trouvés ailleurs. Ainsi presque tous les champignons de la tourbe, milieu de pH 3 ou 4, se retrouvent dans l'humus des sapinières siliceuses dont l'acidité est identique. Ainsi *Rhodopaxillus nudus* qu'on croit purement forestier pousse aussi dans les prairies. Ainsi *Calocybe constricta* qui passe pour lié au cheval croît aussi bien sur le fumier de volaille. En fait, les saprophytes sont capables de croître sur tous les milieux qui leur fournissent les conditions physique ou chimique qui leur sont favorables, sans que la nature intrinsèque de ce milieu y soit pour rien. On compterait sur les doigts les espèces comme les Marasmes foliicoles, qui sont limités à un seul support. L'immense majorité est plus éclectique et s'attache non à des formes, mais à des propriétés, comme dirait un philosophe.

III. — LES PARASITES

Un Champignon parasite étant celui qui vit aux dépens d'un organisme vivant, les Champignons macroscopiques qui s'en montrent capables sont en nombre très restreint, au rebours des microscopiques qui sont malheureusement innombrables. Encore se rencontrent-ils presque tous parmi les Porés, et leurs seules victimes sont les arbres.

Les dégats que commettent ces parasites étant considérables, leur biologie est en général bien connue, car ils ont été étudiés depuis longtemps par les forestiers, et comme ils se cultivent aisément, on a pu examiner à loisir leur comportement au laboratoire. Aussi nous contenterons-nous pour ce chapitre d'étudier quelques cas particuliers et de tirer quelques conclusions des observations que nous avons pu faire.

Polyporus sulfureus. — Ce gros parasite est commun et nous l'avons observé sur Poirier, Pommier, Cerisier, Saule argenté, Orme, Frêne et Marronnier (1). Cette liste n'est sans doute pas limitative et un tel polyphage doit pouvoir s'attaquer à n'importe quelle essence. Un premier point, noté déjà par les mycologues classiques, est qu'on le trouve uniquement « sur les arbres champêtres », comme dit Quélet, c'est-à-dire sur les sujets isolés, et fréquemment dans les villes sur les arbres d'alignement. Il n'est pas exclusivement parasite et donne souvent des exemplaires énormes sur les souches encore fraîches des arbres coupés, de cerisier en particulier, même si l'arbre coupé en était parfaitement indemne. Mais alors que sur souche il apparaît n'importe quand dans l'année pourvu qu'il pleuve suffisamment, sur les arbres vivants, il a deux fructifications distinctes, une en mai-juin, au moment de la plus forte sève, et une seconde en août-septembre, au moment de ce que les arboriculteurs appellent la deuxième sève. Bien que ce terme manque de rigueur scientifique, nous nous permettons de l'employer ici par simple commodité et faute de mieux, et parce qu'il répond quand même à une réalité objective.

D'où il est permis de conclure que le parasitisme lui est imposé par ses évidents besoins en eau. En effet, ces carpo-

(1) Favre le signale comme particulièrement abondant sur les Mélèzes des Alpes qu'il détruit rapidement.

phores qui peuvent peser plusieurs kilos et en contiennent 90 % sont inconcevables sur un milieu qui ne la leur fournira pas en abondance. On pourrait donc définir *Polyporus sulfureus* comme un champignon saprophyte capable de parasitisme, c'est-à-dire de passer outre aux défenses naturelles d'un arbre vivant.

D'après nos observations, il est toujours un parasite de blessure, qu'il s'agisse d'un moignon de branche mal cicatrisé, ou d'un traumatisme accidentel, ou d'un orifice produit par une larve d'insecte. Sans doute lors de son installation le mycélium est-il un saprophyte des éléments morts qu'il rencontre et c'est de là qu'il s'aventure dans le bois vivant.

Il s'en faut d'ailleurs que tous les arbres réagissent de la même manière. Nous avons vu un *Salix argentea* qui passait pour séculaire montrer en août 1945 un carpophore de *Polyporus sulfureus* sur la cicatrice d'un éclat d'obus reçu en novembre 1944. En 1946, les carpophores s'étageaient sur une longueur d'un mètre. En 1947 il en avait des pieds à la tête et en 1948 l'arbre fut renversé par un coup de vent. Dans sa chûte, il se réduisit en poussière. Seule une mince couche d'aubier d'un centimètre d'épaisseur assurait encore la vie de l'arbre, mais tout le bois intérieur avait été digéré. Le drame a donc été consommé en quatre ans. Il est vrai qu'il s'agit là d'une essence à bois particulièrement tendre et poreux (1).

Il en va tout autrement sur les arbres à bois dur. Nous observions depuis vingt ans un énorme poirier à cidre de 0 m. 60 de diamètre qui présentait deux fois par an des carpophores à la même place, sortant d'une simple fente de l'écorce. Cet arbre ayant été abattu et débité en planches, nous avons pu constater que les dégâts se limitaient à une grosse cavité conique, atteignant le cœur de l'arbre par une pointe, mais sans développement vertical ni vers le haut ni vers le bas. Sur pommier, les dégâts sont plus graves et plus

(1) Selon Guinier, le fait que l'aubier des arbres est souvent respecté par le parasite malgré sa tendreté alors que le bois de cœur beaucoup plus dur est si rapidemnt digéré s'explique facilement. En effet, le bois de cœur est en réalité du bois mort qui ne joue plus qu'un rôle squelettique, tandis que l'aubier, seul vivant, réagit contre l'invasion et demeure indemne. Le même phénomène permet de comprendre comment continuent à vivre tant d'arbres complètement creux, pourvu que leur aubier soit assez solide pour les supporter. Le cas des vieux pommiers est particulièrement caractéristique.

rapides. Le « bois rouge » de l'arbre est digéré en une dizaine d'années et seul demeure l'aubier, très épais sur les pommiers. L'invasion peut se terminer par la disparition du parasite qui ne trouve plus d'aliment à sa convenance, et l'arbre continue de végéter tant bien que mal, mais plus souvent l'arbre meurt et doit être abattu.

Sur le cerisier, qui est son support le plus fréquent, on peut au premier carpophore enrayer l'invasion en excisant la partie atteinte et en bouchant le trou avec du ciment. C'est une pratique curative utilisée couramment par les paysans et avec succès. Mais la deuxième année, il est déjà trop tard. Le mycélium s'est insinué partout, même dans les dernières branches, et il ne faut que cinq ou six ans parfois pour que l'arbre s'écroule. Souvent aussi, le mycélium au lieu de s'étendre dans le sens de l'arbre en dévore un disque perpendiculaire à son axe. Dans ce cas, l'arbre sera décapité à la première rafale sans que personne ne veuille en comprendre la raison.

Inonotus hispidus. — Ce champignon s'attaque à tous les fruitiers, et de plus au frêne qui semble être son hôte de prédilection. Son cycle de végétation est identique à celui de Polyporus sulfureus, à cette différence près qu'il doit être un parasite pur. En effet, il fait mourir les arbres bien avant de les avoir « vidés », et la mort de l'arbre signifie celle du champignon qui cesse de fructifier. Il est vrai que c'est sans doute simplement faute de la sève nourricière, car au laboratoire il fructifie parfaitement sur milieu mort mais irrigué.

Trametes gibbosa. — Ce champignon peut être parasite ou saprophyte. Comme parasite, il se comporte avec une prudence extrême et semble mesurer sa croissance sur les ressources de son hôte (1). Nous en avons observé un individu parasite d'un peuplier que pendant plus de vingt ans nous avons vu identique à lui-même et toujours vivant. Il était au ras du sol, et quand le peuplier fut abattu, il se développa tout à coup en chapeaux énormes. Il n'est sans doute parasite que faute de mieux et saprophyte par nature.

(1) Bien entendu, cette image anthropomorphique n'est employée ici que pour décrire le phénomène. La réalité est simplement que tant que l'arbre est vivant il se défend assez pour interdire au Champignon un trop grand développement. Mais que l'arbre meure et aussitôt, ses défenses (encore bien inconnues) ayant disparu, le Champignon ne trouvant plus de limite à son activité vitale peut prendre des proportions gigantesques.

Pholiota squarrosa. — Encore un indifférent, tantôt parasite, tantôt saprophyte. On le trouve toujours rez de terre à la base des arbres vivants ou morts, feuillus ou conifères, avec le maximum de fréquence au pied des cerisiers et des bouleaux. Quand il s'attaque à un arbre vivant, on voit apparaître les premiers carpophores en un point unique de la base où le mycélium provoque une lésion subcorticale noirâtre et peu profonde. D'année en année, le mycélium s'étend autour du tronc et finit par le ceinturer complètement. A ce moment-là, l'arbre est condamné à mort, car toute l'écorce de sa base est soulevée et détruite. La mort de l'arbre n'arrête pas la fructification annuelle — fin octobre — qui se poursuit jusqu'à la disparition totale de la souche.

Pholiota squarrosa, quand elle s'attaque au bouleau, a la propriété curieuse de faire le lit de *Piptoporus betulinus.* Ce curieux Polypore ne s'attaque jamais aux bouleaux jeunes et en pleine santé, mais à ceux qui sont affaiblis soit par l'âge, soit par une longue sécheresse, soit par quelque traumatisme massif tels que ceux que produit le verglas sur cette essence à bois cassant. Dans le cas qui nous occupe, un très beau bouleau isolé au bord d'un chemin ayant été envahi à la base par *Pholiote squarrosa,* on le vit dépérir peu à peu et perdre les extrémités de ses branches. Puis tout à coup, l'arbre entier se trouva couvert d'innombrables chapeaux de *Piptoporus.* Il ne survécut pas à cet assaut et s'écroula l'hiver suivant. Le Polypore du bouleau n'est donc qu'un parasite de misère qui ne s'installe que sur des arbres à demi morts ou déjà très souffrants, et il continue de fructifier sur leurs cadavres.

Polyporus umbellatus. — Ce chef-d'œuvre des Polypores et l'une des plus belles réussites du règne botanique tout entier est parasite des racines des Hêtres, Chênes et Charmes indifféremment. Nous ne l'avons jamais observé sur d'autres essences. Quoique ce champignon soit assez commun dans l'Est, il est très difficile à observer à cause de la fidélité de ses stations et de la récolte passionnée à laquelle il donne lieu. Sa végétation est très curieuse. La fructification a lieu normalement en fin juin et se présente d'abord comme un tubercule grisâtre de la taille d'un œuf couvert de « frisures » indifférenciées. Cet état est très bref et en 48 heures ce tubercule se déploie sous la forme d'une masse ramifiée dont chaque rameau est terminé par un chapeau minuscule.

Quand on arrache soigneusement ce champignon, on s'aperçoit qu'il est terminé par un volumineux sclérote à écorce noire qui se prolonge de 15 à 20 cm. dans la terre. Si on prend soin de creuser à cette place, on voit que le point de départ de ce sclérote est toujours une racine, et une grosse racine de l'arbre voisin; et que de plus l'endroit d'où sort le sclérote présente l'aspect caractéristique des chancres du Pommier. Le bois y est carié, et le pourtour de cette carie est environné d'une écorce bourgeonnante qui tend en vain à se refermer dessus. Toutefois, ce parasitisme n'est pas profond et ne détruit pas la racine. Les arbres affectés ne semblent d'ailleurs aucunement en souffrir. Le fait que ce champignon est un véritable parasite est attesté parce qu'il disparaît quand l'arbre est coupé, et son époque d'apparition conduit à croire que c'est un parasite de la première sève. Nous avons observé sur cette espèce un cas de saprophytisme manifeste le jour où à notre grande surprise, nous l'avons vu tomber du haut d'un hêtre avec une branche morte sur laquelle il avait crû. Cette indication devrait conduire à tenter la culture pratique de cette espèce qui par son volume et sa qualité comestible le mériterait mieux que toute autre.

Armillariella mellea. — C'est le plus classique des parasites et qui devrait être le mieux connu. Mais lui aussi peut être saprophyte ou présenter à la fois ces deux états. Nous avons déjà remarqué que dans les forêts naturelles et vigoureuses son parasitisme est très rare malgré sa présence très commune comme saprophyte sur les souches mortes (1). Nous attribuons cette résistance des arbres à la présence de leurs mycorhizes. Car au contraire les arbres isolés dépourvus de champignons mycorhiziques, les fruitiers surtout, en sont très communément atteints. L'infection pénètre toujours par une blessure, et c'est une loi générale qu'il faut aux parasites une porte ouverte. Les premières fructifications sont discrètes et peu abondantes. Ce n'est qu'après plusieurs années de modestie que tout à coup le mycélium devient virulent. Cette espèce d'explosion s'accompagne de la formation de rhizomorphes noirâtres qui s'organisent en réseaux serrés entre l'écorce et le bois. L'écorce une fois détachée du tronc, l'arbre meurt rapidement. Mais de parasite, le champignon devient

(1) Il est juste aussi de faire remarquer que sa rareté dans les forêts bien entretenues peut être attribuée en grande partie aux bons soins des Eaux-et-Forêts, dont les agents font disparaître avec zèle tous les sujets dépérissants

saprophyte et viendra à bout de son hôte jusqu'à l'extrémité des racines les plus minces, grâce au caractère voyageur des rhizomorphes qui ne peuvent se former ailleurs qu'entre l'écorce et le bois. Bien plus, le mycélium ainsi éparpillé réussira à infecter par leur extrémité les racines des arbres voisins qui périront à leur tour, mais par un processus inverse. Le mycélium, centrifuge dans le premier cas, devient centripète en cas d'invasion secondaire.

Mais on désigne à peu près certainement sous le nom d'*Armillariella mellea* un grand nombre de races biologiques dont les exigences et l'activité sont très différentes. Les mycologues classiques en avaient distingué quelques formes que dédaignent les modernes. Il est vrai que ce sont à peine des formes. La notion de race est plus solide, et à titre de simple indication, nous ferons remarquer que si la race des conifères et celle des pommiers produit toujours des rhizomorphes, nous n'en avons jamais vu à celle du charme. C'est une question qui serait à reprendre de très près et au laboratoire, puisque cette espèce se cultive avec une extrême facilité.

Ityphallus impudicus. Nous examinerons pour finir cette énumération le cas très curieux de ce gastromycète. Adapté à toutes les circonstances, il peut être saprophyte, mycorhizique ou parasite à volonté. Nous l'avons vu saprophyte, croissant en masse dans un tas de sable gréseux extrait du sol pour la création d'un ouvrage militaire et dépourvu de toute végétation. Nous l'avons vu — c'est le cas le plus fréquent — mycorhizique et lié plus spécialement au bouleau dont il enveloppe sans les attaquer les radicelles de son abondant mycélium. Nous l'avons vu en Alsace parasiter des pieds de vigne chez qui il déterminait un grave pourridié des racines et il a été vu aussi parasite du rosier (1).

Conclusion. Alors que la notion de parasitisme paraît évidente au premier abord pour un grand nombre de champignons supérieurs, un examen plus serré permet de considérablement la restreindre et la nuancer. Presque tous les parasites peuvent aussi être saprophytes et sont parasites par occasion plus que par vocation propre. Le cas de Polyporus sulfureus est peut-être le plus caractéristique, qui croîtra sur les arbres vivants parce qu'ils lui fournissent l'eau

(1) Ces deux parasitismes sont déjà signalés par plusieurs auteurs et doivent être banaux, car ils m'ont été indiqués de trois sources différentes depuis deux ans.

dont il a besoin, et sur les souches enfouies et mortes où l'eau lui est fournie par le milieu ambiant. L'idée même de parasitisme a quelque chose d'anthopromorphique et de sentimental, elle comporte une réprobation dont la nature n'a que faire. Tout ce qu'on peut dire, c'est que certains champignons ayant besoin d'un milieu donné, l'adoptent mort ou vif pourvu qu'il existe, et n'ont droit au nom de parasites que ceux qui peuvent franchir les défenses physiques ou chimiques que leur oppose la plante qui leur sert d'hôte. On devrait les appeler plutôt des *dévorants* (1) que des parasites. Le terme serait plus clair et ne préjugerait pas de leur essence qui nous est inaccessible.

(1) Ou reprendre tout simplement le terme de « lignivores » que Heim a fixé très clairement dans le même sens.

IV. — RECHERCHE DES MYCORHIZES

Les mycologues anciens se contentent d'admettre verbalement que tels champignons sont mycorhiziques, mais ne font autant dire jamais entrer ce terme dans leurs descriptions, et les modernes guère davantage. On le comprend du reste, car la preuve est très difficile à administrer, et ce caractère peut souvent paraître aléatoire ou hypothétique. Voici la méthode que nous avons suivie pour nous en assurer. Partant de l'idée a priori que tout champignon lié à une essence précise devait vivre avec elle en symbiose, nous avons orienté notre recherche d'abord sur des cas très simples. Le *Boletus elegans*, qui accompagne régulièrement le Mélèze et le Mélèze seul fournit un exemple parfait. Rien n'empêcherait de croire d'abord que le terreau des aiguilles de Mélèze fournit à ce champignon l'unique substratum qui lui convienne, et cette hypothèse suffirait à expliquer la concomitance régulière des deux plantes. Toutefois, l'observation continue des saprophytes enseigne qu'ils ont rarement des exigences aussi étroites et que la nature botanique de leur substratum est beaucoup moins importante pour eux que sa composition chimique et que sa constitution physique.

Pour tirer le cas au clair, il faut y aller voir, et c'est ici que la difficulté commence, car on est condamné à faire des observations subtiles avec une technique très grossière. En effet, étant donné un carpophore de Boletus elegans, il convient de découper autour de lui avec un grand couteau de cuisine une carotte de terre de 15 à 20 cm. de longueur, de la retirer entière, de l'effriter avec une extrême délicatesse et de suivre à l'intérieur les filaments mycéliens presque invisibles qu'elle contient et qui aboutissent au stipe du champignon. On est loin de réussir à tout coup à cause de la fragilité de ce matériel et de sa ténuité extrême. Mais avec un peu d'habitude, on y arrive fort bien et on s'aperçoit que toujours ces filaments partent d'infimes radicelles autour desquelles elles forment un manchon parfaitement visible à l'œil nu.

Ce procédé ne suffit pas pour prouver la nature de ces mycéliums, car le même arbre peut abriter parfois un très grand nombre d'espèces différentes dont les carpophores sont loin de tous apparaître régulièrement. Beaucoup ne se voient

que de loin en loin, et peut-être bien existe-t-il des mycéliums qui n'en forment jamais. Ainsi *Amanita caesarea* n'apparaît dans les stations à nous connues qu'une fois tous les cinq ans en moyenne et obéit dans son cycle à des conditions étroites de température et d'humidité rarement réunies. Dans ce qu'on peut appeler les « places à champignons » les racines des arbres sont tellement couvertes de mycéliums qu'on les croit d'abord atteintes d'un pourridié quelconque, et qu'aucune méthode d'examen ne permet de dissocier un pareil enchevêtrement.

Mais dans ces mêmes places, le relevé des fructifications successives d'espèces liées aux essences d'arbres fournit la liste des mycorhiziques présumés qu'on vérifie par le procédé sus-indiqué. Les conifères, qui sont très riches en espèces commensales fournissent une indication exceptionnelle. On sait que ces arbres, incapables de rejeter de souche, meurent aussitôt qu'ils sont abattus et que leurs racines, en conséquence, cessent immédiatement toute activité. Or il est facile de constater, après la coupe d'une sapinière, que les Bolets, les Hygrophores, les Russules et les Lactaires disparaissent totalement et immédiatement tandis que les Psalliotes, les Rhodopaxilles, les Clitocybes continuent à fructifier comme si de rien n'était, et même avec une vigueur accrue tant que l'humus n'est pas détruit par l'envahissement de la végétation herbacée. C'est probablement là le test le plus éclatant que nous ayons trouvé de la nature mycorhizique des espèces qui le sont. Malheureusement, il demeure sans valeur pour les champignons des feuillus, car une souche de hêtre ou de chêne reste longtemps vivante après l'abattage et se régénère souvent par bourgeons latéraux. Le charme, lui, est intuable et se régénère indéfiniment.

Quant aux champignons polyvalents comme *Boletus edulis* qui accepte comme hôte presque toutes les essences forestières, conifères et feuillus, outre le procédé des sondages, on peut déterminer sa nature par un moyen aisé, pourvu qu'on dispose d'une station de cèpes dans une pessière où le sol est nu et sans obstacle. On repère l'emplacement d'une poussée en plantant un léger bâton à la place de chaque exemplaire apparu. On s'aperçoit alors que ces bâtons forment une ligne qui est le rayon d'un cercle dont un épicéa est le centre. L'année suivante, d'autres exemplaires apparaîtront sur la même ligne, mais plus loin du tronc, ce qui confirme que la

station s'éloigne avec l'élongation de la racine. Les longues racines horizontales de Picea excelsa se prêtent particulièrement à cette démonstration, au rebours de celles d'*Abies pectinata* qui sont très ramassées et ramifiées dès leur départ du tronc.

Il s'agit donc de mettre en évidence par un moyen ou par un autre la corrélation obligatoire entre une espèce fongique et le végétal supérieur qui lui sert de support.

V. — LES CHAMPIGNONS MYCORHIZIQUES

Le phénomène du mycorhizisme est générique et non spécifique, ou quand un genre présente des espèces des deux sortes, ou bien elles appartiennent à des sections différentes, ou bien elles ont un faciès différent. Ainsi, toutes les Amanites sont mycorhiziques à notre connaissance, à l'exception d'*Amanita fulva* qui liée d'ordinaire aux Bouleaux des terrains siliceux, croît aussi à l'occasion sur les souches de chêne largement pourries, et il se peut qu'accidentellement telle espèce comme *Amanita muscaria* puisse se montrer saprophyte (Heim) mais ce sont de rares exceptions. C'est pourquoi, alors que nous avons examiné les saprophytes dans leurs rapports avec les milieux, les milieux nous servant de base, les Champignons mycorhiziques seront examinés par genres, chaque genre ayant ses mœurs propres et se prêtant à un examen synthétique tandis que les milieux sont sensiblement identiques pour tous et n'interviennent que faiblement dans leur répartition. Ainsi, si le genre *Amanita* est quasi entièrement mycorhizique, les genres *Limacella* et *Lepiota* tout entiers sont saprophytes. Mais les *Cystoderma* qu'on a détachés des Lépiotes pour d'autres raisons sont mycorhiziques, et nous voyons là une confirmation non négligeable de cette coupure générique.

Les Volvaires, considérées généralement comme homologues des Amanites, s'en distinguent par le fait qu'elles sont toutes saprophytes, ainsi que les *Pluteus*.

Le genre *Tricholoma* sensu lato voit son démembrement justifié par des faits du même ordre : les *Tricholoma* sensu-stricto sont tous mycorhiziques, à l'exception de *terreum* et ses voisins qui peuvent être saprophytes. En revanche, les genres *Melanoleuca, Rhodopaxillus, Lyophyllum, Calocybe* sont saprophytes, de même que les *Clitocybes*, les *Collybies*, les *Marasmes*, les *Omphales*.

Les *Hygrophores*, à notre connaissance, sont tous mycorhiziques. *Lactaires* et *Russules* le sont en grande majorité, ainsi que les *Clavaires*, les *Chanterelles*, les *Sarcodons* et un grand nombre de *Calodons* et de *Cortinaires*. Ces derniers font exception parmi les Chromosporés qui sont tous saprophytes. Les *Bolets*, à quelques rares exceptions près, sont tous mycorhiziques. Un cas particulier, et qui à notre connaissance n'a été

noté nulle part, c'est que les grands Ascomycètes aériens sont tous saprophytes, tandis que les souterrains sont mycorhiziques.

Le nombre des genres mycorhiziques ou pouvant l'être est donc fort restreint et nous notons en fait :

Amanita, Tricholoma, Armillariella (imperialis), *Hygrophorus, Lactarius, Russula, Boletus, Cantharellus, Clavaria, Craterellus, Sarcodon, Calodon, Cortinarius* pro parte, et la plupart (sans doute) des Basidiomycètes ou Ascomycètes souterrains. Cette constatation oblige à plusieurs remarques. Trois genres seulement, à supposer qu'Armillariella imperialis soit une coupure certaine, parmi les Agaricales à spores blanches, sont présents dans cette liste. En revanche, trois familles aussi caractérisées que les Hygrophoracées, les Astérosporées et les Boletacées, y sont presque entièrement incluses, de même que les *Calodon* et *Sarcodon*. Quant aux genres *Cantharellus, Clavaria* et *Craterellus*, ils s'y trouvent un peu à cheval, leurs espèces pouvant être ou non mycorhiziques, certaines semblant ne l'être jamais, d'autres facultativement. Pour *Cortinarius*, la question est plus subtile encore, comme nous le verrons bientôt.

On remarquera dans cet ensemble la majorité curieuse des genres à spores blanches ou pâles, et d'autre part le nombre considérable de genres archaïques ou peu évolués (Aphyllophorales, *Hygrophorus, Lactarius, Russula*). Le seul genre *Amanita* représente une organisation supérieure. D'autre part, la présence d'un genre aberrant tel que Boletus, qu'on ne sait trop où placer. L'absence dans les mycorhiziques, absence totale de genres très évolués, tels que *Coprinus* ou *Panaeolus* est aussi remarquable. De même tous les *Rhodophylles* que nous avons pu examiner, à l'exception de deux et peut-être trois espèces sont saprophytes. Mais il faut reprendre un à un tous ces genres pour examiner le détail de leur comportement.

Amanita

Ce genre est un des mieux étudiés de toutes les Agaricales. Il le doit sans doute à différents prestiges d'ordre historique, esthétique, gastronomique et toxicologique. Toujours est-il que c'est celui dont nous connaissons le mieux l'aire de dispersion. On peut dire que sa densité relative croît du Nord au Sud, ainsi qu'on peut s'en rendre compte en comparant les Agarics of Denmark de Lange avec la liste des espèces fran-

çaises de Gilbert. C'est que non seulement il semble avoir des affinités méridionales, mais plusieurs de ses espèces sont liées à des essences arbustives qui se raréfient vers le nord. Ainsi, *Amanita caesarea*, liée au genre *Quercus* et dont les épaisses mycorhizes ont été remarquées depuis longtemps, ne suit pas le Chêne jusqu'aux limites de son aire et devient rare en France au nord de la Loire, ou du moins ses fructifications y sont tout à fait irrégulières et ne se forment que dans les années où le thermomètre monte en été pendant trois semaines au moins au-dessus de 30°. On ne peut en inférer que sous des climats plus froids elle ne vive d'une façon purement végétative, mais les chances en sont faibles. De même *Amanita ovoidea*, liée aux divers Pinus et à Prunus spinosa affecte une répartition à peu près semblable quoique plus atlantique. Et les Amanites telles que *rubescens*, *spissa*, *ampla*, *pantherina*, etc... ont une répartition beaucoup plus large et sont attestées de la Scandinavie à Gibraltar parce qu'indifférentes ou à peu près à l'essence qui les héberge, elles trouvent partout un hôte à leur convenance. Le cas de *muscaria* est inverse. Mycorhizique du Bouleau, des *Abies* et des *Epiceas* qui sont des espèces nordiques, on la trouve de l'extrême nord dans les deux hémisphères jusque dans la zône tempérée où elle se fait de plus en plus rare à mesure que disparaissent ses arbres nécessaires, et dans les régions méridionales elle n'existe qu'en montagne à l'altitude où sapins et bouleaux peuvent encore croître. On peut donc dire que c'est une espèce nordique par pure nécessité et non par nature.

Les Amanites posent un problème qui n'a, croyons-nous, pas encore été posé, et que nous retrouvons à propos de beaucoup de Champignons mycorhiziques : elles forment des cercles. Or nous avons observé que les cercles de Champignons mycorhiziques sont de deux natures différentes : 1° Les faux cercles. Tels sont ceux que dessinent par exemple *Boletus granulatus* ou *Lactarius deliciosus* autour des conifères isolés. En fait, les mycorhizes de ces espèces-là se trouvant sur les dernières radicelles de l'arbre et ces radicelles se trouvant toutes dans une zone circulaire à une distance de l'arbre qui s'éloigne progressivement du tronc avec l'âge, il est naturel que ces champignons poussent en cercle avec le tronc de l'arbre pour centre. Au contraire, à l'intérieur d'une forêt, ils poussent au hasard de l'affleurement de ces radicelles et sans aucun ordre décelable. Mais les Amanites — particulièrement rubescens et muscaria — dessinent dans les sapinière-

res ou les bétulaies des cercles parfaits sans qu'un tronc soit leur centre, tout comme des champignons saprophytes. Il y a cependant une différence essentielle : ces cercles là sont presque immobiles, et ils sont discontinus. Nous observons un cercle d'*Amanita rubescens* depuis plus de 15 ans dans une sapinière, et il est toujours identique à lui-même, alors que dans le même temps un cercle voisin de *Rhodopaxillus nudus* a avancé de 5 mètres. D'autre part, si on observe fréquemment la naissance d'un cercle de cette dernière espèce, je n'ai jamais assisté à celle d'un cercle d'Amanites. On les découvre un jour tout faits, là où elles ne s'étaient jamais montrées. Nous ne pouvons ici hasarder qu'une hypothèse aussi difficile à démontrer qu'à repousser : nous supposons que le mycélium d'*Amanita rubescens* peut pendant longtemps vivre d'une vie purement saprophyte et végétative, suivant alors la loi de tous les mycéliums centrifuges; puis à un certain stade de son évolution il développe des mycorhizes sur toutes les racines qui sont à sa portée et à ce moment-là se stabilise et fructifie. Cette hypothèse aurait l'avantage de rendre compte de la discontinuité fréquente de ces cercles qui évidemment ne fructifient pas là où il n'y a pas de racines, et nous avons observé des cercles continus qui devenaient discontinus aux environs des épicéas bostrychés, sans doute parce que les racines mortes de l'épicéa mort ne nourrissaient plus leur mycélium (1).

Un cas très particulier est présenté par *Amanita solitaria*. Ce champignon magnifique que nous avons très souvent observé a deux stations caractéristiques : les prés en lisière des bois ou dans les forêts et au bord des chemins forestiers les tas de sable et de débris accumulés par les averses ou par les hommes. Aussi l'avons-nous cru saprophyte Mais tous les exemplaires dont nous avons pu observer le mycélium se sont révélés mycohiziques avec une préférence pour le Chêne et le Charme comme hôtes. Tout se passe comme si ce champignon avait besoin d'un obstacle dur pour fructifier. Quand il croît dans les prés, il est très fréquent qu'il se brise lors de son éclosion et nous en avons trouvé un exemplaire dont le stipe de 40 cm. de long avait traversé un tas de gravillon pour amener au jour le chapeau. *Amanita vaginata* variété *malleata* (Piane) est dans le même cas.

(1) Le Professeur Kuhner a bien voulu, viva voce, considérer cette hypothèse comme vraisemblable et comme seule capable rendre compte de ce curieux phénomène.

La seule Amanite dont nous croyons qu'elle puisse n'être pas mycorhizique est *Amanita fulva*. Elle est fort commune dans les bétulaies des pays siliceux. Mais nous l'avons trouvée souvent en plein pays calcaire croissant sur des vieilles souches de chêne complètement décomposées. On sait que le terreau du bois de chêne est d'une acidité extrême qui semble nécessaire à ce champignon. Mais nous n'osons pas affirmer qu'Amanita fulva, malgré les apparences, y soit purement saprophyte. Les racines des arbres voisins s'insinuent partout et il peut s'en trouver d'inobservables dans ces vieilles souches décomposées.

Cystoderma

Contrairement aux Lepiotes parmi lesquelles on les rangeait comme simple section, les Cystodermes, y compris *Lepiota aurea* qui nous paraît être un Cystoderme géant (1), sont mycorhiziques. La plupart dépendent des conifères et le plus petit nombre (groupe *amiantinum*) des feuillus. Ils ne nous ont pas fourni d'observations particulières. Mais cette particularité les rapprocherait à notre sens des Tricholomes plus que des Lépiotes.

Tricholoma

Si on débarrasse les Tricholomes, comme nous l'avons dit, des genres *Melanoleuca*, *Rhodopaxillus*, *Calocybe* et *Lyophyllum*, il semble bien que le reste ne comprend que des champignons mycorhiziques ou pouvant l'être, et un grand nombre sont aussi spécialisés pour leur support que certaines Amanites ou certains Bolets. Ainsi, dans la section des *Equestria*, on peut noter *equestre* et *fucatum*, le premier lié aux conifères en général et le second aux Pins seulement sur terrain siliceux; *Columbetta* attaché aux *Quercus* en terrain siliceux; *portentosum* qu'on trouve sous feuillus et conifères en terrains acides, mais les deux races sont différentes. *Sejunctum* en revanche est ubiquiste, avec une préférence pour le Chêne et le Charme. Nous ne connaissons pas assez les autres espèces de cette section pour conclure. De même la section *Coolia* nous est inconnue.

La section *Caligata* est presque entièrement vouée aux

(1) Kühner et Romagnesi dans leur Flore en font en effet un Cystoderma.

conifères. Dans la section *Albobrunnea*, albobrunneum est lié aux Pins, les autres espèces à divers feuillus, *ustale* aux hêtres, *pessundatum* au peuplier, *flavobrunneum* au bouleau. *acerbum* seul étant très ubiquiste.

Les *Terrea* sont presque tous liés aux conifères, ou peuvent en être les hôtes. Toutefois *sciodes*, *virgatum saponaceum* (1) sont presque toujours liés aux feuillus. Les champignons de toute cette section sont sans doute les moins exclusifs de la série. Nous avons toujours observé que ces espèces étaient mycorhiziques. Mais plusieurs fois nous avons vu *terreum* sensu stricto croître sur des débris rapportés où il se comportait en véritable saprophyte, de sorte que ses voisins sont peut-être capables aussi de ce même écart de conduite. Leur rareté relative seule en empêche l'observation. Le plus particulariste est *psammopodum*, qui est exclusif du Mélèze. Très commun en haute montagne, il le suit souvent dans les plantations de la plaine.

Les *Rutilantia* forment une fâcheuse exception dans cet ensemble. Leur nature lignicole justifierait à nos yeux l'idée de ceux qui veulent en faire un genre séparé. Car outre leur saprophytisme, ils ont dans leur port et leur pigmentation un « je ne sais quoi » qui fait d'eux autre chose que des Tricholomes, ou du moins des Tricholomes très aberrants. Il ne serait pas plus absurde de les considérer comme des Pleurotes pédiculés que comme des Tricholomes saprophytes. La contradiction serait la même. Le cas des *Dermoloma* est semblable. Ces deux petits Tricholomes sont saprophytes de l'humus naturel, et sont cependant des Tricholomes. Mais nous verrons à propos des Cortinaires et des Clavaires que dans un même genre, les espèces massives sont mycorhiziques et les espèces naines et chétives saprophytes.

*
* *

Etude particulière. *Tricholoma columbetta*. — Cette espèce est caractéristique des forêts de Chêne sur terrain siliceux. Aussi est-elle rare dans le Jura où on ne la trouve que sur les terrasses alluviales d'origine alpine qui couvrent le sommet de beaucoup de basses collines le long de la vallée du

(1) Il faut en excepter une forme verte de *saponaceum*, liée aux Epicéas, et que nous sommes tenté de considérer comme une espèce distincte.

Doubs de Montbéliard à Besançon. Ils y fructifient très tard en saison, d'octobre à fin novembre et c'est souvent le dernier gros Champignon qu'on puisse voir sous les feuillus. Il dessine régulièrement des cercles discontinus ayant un Chêne pour centre et les exemplaires sont d'autant plus massifs et plus cespiteux que le Chêne nourricier est plus âgé. De plus, la fructification est plus abondante quand la forêt est mêlée de bouleaux. C'est probablement parce que les Champignons mycorhiziques, en même temps qu'ils dépendent d'un arbre, sont extrêmement sensibles à la qualité du terrain où ils se forment et les feuilles de bouleau dont la décomposition est instantanée fournissent sans doute un supplément d'humus non négligeable.

Fig. 2. — Masse mycélienne charnue enveloppant une racine de Quercus et sur laquelle pointent des primordiums de Tricholoma columbetta.

Il est facile de constater que le mycélium de cette espèce se forme très profondément, entre 15 et 20 cm., et il est particulièrement facile à découvrir. En effet, peu avant la fructification, il forme des masses charnues et irrégulières où s'emmagasinent les substances de réserve.

Nous sommes redevables de cette découverte aux sangliers qui en sont friands et qui retournent profondément les cercles pour s'en nourrir, alors qu'ils dédaignent les carpophores. Les primordiums, profondément enfouis au niveau des racines s'y forment très longtemps à l'avance. Grâce aux sangliers, nous en avons observé dès le début de septembre, alors que les carpophores n'ont paru qu'au 15 octobre dans les mêmes stations. Ce n'est d'ailleurs pas un phénomène exceptionnel. Les primordiums de *Cantharellus cibarius* attendent souvent deux mois sous les feuilles l'occasion de se développer. Ceux de *Psalliota hortensis*, quand la couche où ils se forment n'est pas gobetée, font de même. C'est au moment des grandes pluies froides d'automne que se fait la grande poussée et nous attribuons à la profondeur de leur origine le fait qu'ils soient insensibles à la température extérieure. En effet, alors que celle-ci est déjà tombée à une moyenne de + 4° + 5°, celle du sol, sous la couche de feuilles qui la protège est encore de 3 ou 4 degrés supérieure.

Comme les cercles des Amanites, ceux de *Tricholoma Columbetta* sont presque immobiles. Nous observons les mêmes depuis 20 ans entre les mêmes repères et ils disparaissent quand l'arbre qui les nourrit est abattu, au moins partiellement, car il se trouve souvent que des fragments de ce cercle appartiennent à un arbre voisin laissé sur pied.

Les grandes sécheresses ne semblent pas l'affecter. En 1952, où les chaleurs suffocantes de l'été furent suivies sans transition en septembre par des pluies continues et glacées, alors que les Bolets renonçaient à paraître, la poussée de *Tricholoma columbetta* fut parfaitement normale et hâtée de 15 jours par la baisse inaccoutumée de la température.

Les Lyophyllums

Nous considérons jusqu'à plus ample informé les Lyophyllums comme saprophytes, ayant observé les espèces *aggregatum*, *cinerascens* et *loricatum* sur les substratums les plus inattendus. Nous avons vu la première bouleverser la moitié d'un court de tennis, la deuxième croître en abondance sur les détritus d'un dépotoir et la troisième en plein champ dans une énorme excavation provoquée par l'explosion d'un lot de munitions. Dans ces cas-là, de toute évidence, ces trois espèces ne pourraient être que saprophytes. Mais il n'est pas impossible qu'elles se révèlent mycorhiziques dans les forêts où elles forment des cercles parfois immenses. (Nous en connaissons un dont il ne reste qu'une portion à peine courbe de plus de 100 mètres de longueur). Cependant, nous n'avons jamais pu découvrir de relations entre le mycélium pourtant évident de ces espèces et les racines avoisinantes. De plus, les cercles des champignons mycorhiziques que nous connaissons n'atteignent jamais ces dimensions extraordinaires et demeurent très modestes. Leur proximité d'habitus avec les Clitocybes qui sont tous saprophytes milite aussi dans ce sens. D'autres recherches permettront sans doute d'éclaircir le problème, et en attendant, on peut considérer que les Lyophyllums peuvent être mycorhiziques ou saprophytes. Le cas de *ulmarium*, s'il est vraiment un Lyophyllum devrait être examiné à part, car ce lignicole, parasite peut être, est aberrant dans tous les genres où on peut le faire entrer.

Les Clitopiles

Nous n'avons pu étudier que le cas du très vulgaire *Clitopilus prunulus*, les autres espèces étant trop rares pour se prêter à ce genre d'observations. Ce Champignon est à volonté mycorhizique ou saprophyte, et quoiqu'il s'agisse de la même espèce (1), on peut avec un peu d'habitude distinguer ses deux formes à l'œil nu, et cette distinction peut seule éclaircir un point débattu de nomenclature. Nous croyons en effet que l'adjectif *prunulus* concerne la forme mycorhizique — qui n'existe pas partout — et l'adjectif *orcella* la forme saprophyte. Mycorhizique, il l'est indifféremment de diverses essences, notamment le Hêtre qui fournit les plus gros carpophores, le Chêne, le Tremble, le Charme et plus rarement le

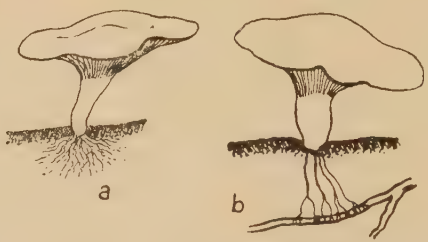


Fig. 3. — a) Mycélium diffus de Clitopilus orcella, saprophytique terricole. b) Mycelium mycorhizique de Clitopilus prunulus sur racine de Populus tremula.

Frêne. Cette forme mycorhizique est épaisse, lourde, très développée, à chapeau bombé ne se creusant qu'en fin de développement, gris-perle et jamais blanche. Nous en avons observé des exemplaires de 18 cm. de diamètre et qui pesaient plus de 100 gr. Il donne lieu à une association mycologique parmi les quelques rares qui soient régulières : partout où existe une station de Clitopiles mycorhiziques, on est sûr de trouver en même temps une station de *Boletus reticulatus* ou *edulis*. Cette constatation nous guide personnellement quand nous voulons récolter des cèpes pour la table, les taches claires des Clitopiles s'apercevant de très loin et dénonçant les Bolets à une distance où leurs tons neutres les rendent invisibles.

Au contraire, la forme saprophyte, telle qu'elle est repré-

(1) Le Professeur Heim nous a amené à croire qu'il s'agirait vraiment de deux espèces différentes, malgré la ténuité de leurs caractères distinctifs.

sentée par Lange, très blanche, très mince, très fragile et n'excédant pas 8 cm. de diamètre, avec un pied souvent excentrique, doit être l'*Orcella* classique et se trouve sur les chemins, souvent dans les ornières, sur les levées de terre, et pendant la guerre, la terre amoncelée sur les abris dans les forêts en était fréquemment couverte.

Armillariella imperialis

Cette massive et robuste espèce passe pour très rare et montagnarde. Il n'en est rien. Elle est liée à l'Epicea qu'elle suit jusque dans la plaine, mais ne l'accompagne que dans son adolescence. Fréquente dans les plantations de 15 à 20 ans, elle disparaît ensuite ou n'apparaît plus qu'isolément. Il est très difficile, quand on tire avec la main un exemplaire du sol, de l'avoir tout entier. Presque toujours la base du pied est retenue dans le sol par le mycélium fibreux qui enveloppe les racines de l'arbre et auquel elle adhère solidement. La formation des carpophores est parfois si profonde qu'ils n'arrivent pas jusqu'à l'air libre, leur pied n'étant pas capable d'une grande élongation, et ils ne sont souvent soupçonnés que par le bossellement qu'ils provoquent dans la couche des aiguilles. C'est pourquoi tant de mycologues ignorent cette espèce qu'on est tenté, à cause de sa taille, de chercher sous les grands arbres. Cet exemple permet de constater que les espèces mycorhiziques sont souvent liées non seulement à une essence forestière, mais encore à un âge de cette essence. Ce phénomène est plus important qu'il ne paraît d'abord. Ainsi *Armillariella imperialis* est particulièrement fréquent dans les plantations d'épicéas établies sur sol vierge et calcaire, donc en milieu alcalin. Or on sait que les épiceas acidifient le sol très rapidement par épuisement de la chaux et par accumulation du terreau de leurs aiguilles à p H 5. Il n'est pas interdit de penser en conséquence que ce Champignon cesse de fructifier — sans qu'on puisse préjuger de la persistance de son mycélium — au moment où l'acidité du terrain arrive à un seuil qui lui est intolérable (1).

(1) M. Ph. Guinier nous fait remarquer à ce propos *in litteris* qu'un grand nombre de mycorhiziques sont attachés uniquement à la jeunesse des arbres.

Les Cortinaires

Nous n'abordons pas sans trembler ce genre énorme. Il nous a opposé en effet quelques difficultés presque insurmontables. La première est la quantité de plus en plus illimitée de ses espèces. Les mycologues classiques en comptaient à peu près 200, les derniers travaux qui leur ont été consacrés laissent supposer que ce nombre doit être au moins quadruplé. La deuxième est la difficulté extrême de leur détermination dans l'état actuel de la littérature, qui fait que seuls deux ou trois spécialistes sont peut-être capables d'y voir clair. La troisième est la rareté du plus grand nombre des espèces qui sont extrêmement disséminées. Chaque mycologue a fait l'expérience décevante que les Cortinaires de sa région ne sont pas ceux du département ou du canton voisin.

De l'incertitude des espèces et de leur rareté découle l'insuffisance des observations au point de vue qui nous occupe. S'il est aisé, par exemple, d'étudier sous toutes leurs formes *Clitopilus prunulus* ou *Boletus edulis* qu'on rencontre par milliers d'exemplaires, il est impossible de se prononcer sur l'écologie de *Cortinarius xanthophyllus* ou *Dionysae* qu'on voit avec de la chance une ou deux fois dans sa vie. Aussi avons-nous été tenté de réserver complètement ce chapitre. Et puis, à la réflexion, en faisant le compte de nos connaissances positives, nous nous sommes aperçu que si le plus grand nombre des espèces nous étaient inconnues, — comme à tout le monde — celles que nous connaissions avec certitude se répartissaient dans toutes les sections de ce vaste genre. De cette façon, nous pourrons au moins poser des jalons utiles pour des recherches subséquentes, l'expérience nous ayant appris que dans un genre donné chaque groupe naturel présentait un comportement identique de toutes ses espèces. Les mêmes difficultés et les mêmes conclusions se présentent d'ailleurs à nous à propos des Russules, des Lactaires et des Rhdophylles.

Généralités. — Un grand nombre de Cortinaires sont mycorhiziques, un presque aussi grand nombre sont saprophytes. Tous les *Phlegmacium*, *Myxacium* et *Inoloma* à nous connus sont mycorhiziques. Dans les sous-genres *Dermocybe*, *Telamonia* et *Hydrocybe* (si difficilement séparables) on peut poser en principe que les espèces massives et charnues sont mycorhiziques et que les « tenuiores » sont saprophytes. Quant à savoir si les gros Cortinaires mycorhiziques représentent des

espèces « normales » dont les saprophytiques ne seraient que des formes régressives ou si au contraire les mycorhiziques sont des formes devenues géantes à partir de saprophytes qui se seraient adaptées à l'association avec les arbres, le problème, comme tous ceux de cet ordre, est à peu près insoluble. Nous penchons toutefois pour la première solution pour la raison que voici. Les Cortinaires saprophytes ne sont pas des saprophytes comme les autres : ils sont tous rigoureusement forestiers et le terreau de feuilles ou de bois leur est absolument nécessaire. Les vrais saprophytes ne sont pas si difficiles. Si cette observation permet une conséquence, c'est que les Cortinaires saprophytes, issus des espèces mycorhiziques, n'ont cependant pas pu s'évader de leur milieu d'origine ni s'adapter à un autre substratum que celui de leur forêt native.

Cas particuliers

Cortinarius largus. — C'est le compagnon obligé dans l'Est du Hêtre en terrain siliceux, argilo-siliceux, ou simplement argileux à réaction neutre, jamais en terrain réellement calcaire. Comme tous les gros Cortinaires, c'est un Champignon d'années chaudes et humides, parfois d'une abondance déconcertante, parfois introuvable. Il forme des cercles — ou plutôt des arcs de cercles, nous n'avons jamais observé de cercles complets — très modestes, mais le plus souvent croît en groupes isolés et sans organisation visible. Ses mycorhizes n'enveloppent que les radicelles les plus superficielles, de là sa plus grande fréquence dans les terrains en pente où les racines des hêtres à l'aval du tronc sont plus près de la surface du sol qu'en terrain plat. Il n'est pas exclusif du Hêtre puisqu'on le trouve souvent sous les épicéas, mais seulement dans la plaine. En montagne, il est remplacé par *Cortinarus varius* et *variicolor* qui en paraissent être des formes vicariantes introuvables ou presque en plaine. L'épicéa n'étant jamais que planté dans les plaines, son adoption par *Cortinarius largus* est une adaptation qui prouve l'élasticité de son habitat, un Champignon adaptable à la fois aux conifères et aux feuillus présentant les plus grandes chances d'ubiquité.

Cortinarius praestans. — Ce géant du genre est un exclusif du Hêtre en terrain calcaire ou neutre, jamais acide. Il croît toujours en cercles, parfois très étendus, mais disjoints selon la présence des racines qui le supportent, les

parties vides du cercle étant les parties vides de racines ou occupées par celles d'une autre essence. Comme toutes les grosses espèces, ses conditions de fructification sont assez étroites. Une longue sécheresse lui est funeste, même suivie de pluies en apparence suffisantes, parce que le mycélium n'a pu dans ce cas accumuler les réserves nécessaires, et les rares carpophores formés alors sont d'une taille au-dessous de la moyenne. Il semble de plus que cette espèce affecte un rythme bisannuel dans ses grandes fructifications, une année d'abondance n'étant jamais suivie d'une autre. Il croît très souvent en compagnie d'une grande Clavaire, surtout *flava* et *pallida*. Tous ces grands Cortinaires de la Hêtraie ne se trouvent que là où la Hêtraie est authentique et vraiment chez elle et où elle représente le climax de la végétation forestière. En Hollande où les hêtraies sont nombreuses mais toutes plantées, on n'en trouve presque aucun (HUIJSMAN) mais seulement quelques petites espèces saprophytes.

Cortinarius caerulescens. — Ce beau champignon est très ubiquiste, à peu près indifférent à la nature du terrain et des essences associées. Ses conditions de croissance sont analogues à celles de *praestans* et nous n'en aurions pas parlé si sa présence ne signalait en général des stations d'une particulière richesse fongique, environné qu'il est régulièrement de Bolets variés et de Clavaires. Il fait partie des « Champignons témoins », au même titre que *Clitopilus prunulus* ou *Hygrophorus penarius*, comme nous le verrons plus loin.

Nous limiterons ici l'étude de ces Cortinaires mycorhiziques, leur écologie étant très uniforme ou inexplicable. Quand on sait qu'ils sont liés à un arbre et à un sol particuliers (*napus* aux pins en terrain siliceux, et le cortège des *Myxacium* liés aux salicacées) quand on sait qu'ils sont tous automnaux, on ne peut varier les détails de leurs conditions aussi indistincts que leurs apparences spécifiques. Il en va toute autrement des Cortinaires saprophytes.

Cortinarius paleaceus (1). — Cette curieuse petite espèce immédiatement reconnaissable à son odeur de Pelargonium zonale et à son pied chiné est très répandue en terrain acide, dans les amas d'humus pur, dans les tourbières où le p H est 5 au plus. Son saprophytisme est évident et peut être constaté à ses stations particulières : tranche d'exploitation des tour-

(1) Ou plutôt flexipes.

bières, troncs pourris, et surtout une microstation absolument spéciale qui n'a jamais, croyons-nous, été signalée et qui fournit en plein milieu calcaire des ilôts d'une acidité extrême : il s'agit du terreau qui s'accumule au pied des vieux Chênes entre les grosses racines. La formation de ce terreau est très particulière. Outre les feuilles mortes qui concourent à son accroissement, il est composé peu à peu et très lentement par les fins débris de l'écorce qui sont entraînés lors des grandes pluies le long du tronc entre les fissures de cette écorce qui servent de rigoles. L'eau après avoir lavé les branches et le tronc est toujours chargée de matières organiques, au point d'en être colorée et sans doute par le tanin. En arrivant sur la terre, elle se filtre et laisse à la surface les débris d'écorce, de mousses, de lichens qu'elle a entraînés et dont l'amas progressif forme un terreau spécial extrêmement astringent comme on peut s'en rendre compte en le touchant de la langue, qui repousse toutes les phanérogames et fournit un milieu de choix à *Cortinarius paleaceus*, à *Russula fragilis*, à *Lactarius camphoratus*. Une particularité comme celle-là explique que la flore des terrain calcaires soit plus riche que celle des terrains siliceux. Il est en effet impossible de trouver des micromilieux calcaires dans un terrain gréseux continu, tandis que dans les milieux les plus calcaires se forment constamment des milieux acides, soit par décalcification des endroits les plus délavés, soit par absorption progressive de la chaux par les végétaux supérieurs, soit par accumulation de matières organiques dont la décomposition forme des noyaux d'une acidité extrême.

A notre connaissance, tous les petits Cortinaires saprophytes que nous avons pu déterminer sont acidiphiles. Il en est ainsi de *obtusus*, de *acutus*, de *cinnamomeus*, de *cinnabarinus*, de *decipiens*. Le cas d'*isabellinus* et d'*erythrinus* est le plus caractéristique. Ces deux espèces, spéciales au terreau de sapin, peuvent être considérées comme les plus saprophytes de tous les Cortinaires, puisqu'à l'instar des fimicoles eux-mêmes, elles en sont venues à ignorer les saisons et fructifient du premier printemps à l'arrière automne, suivant les précipitations.

On peut enfin remarquer à propos des Cortinaires que les espèces saprophytes ont en grande majorité un habitus inocyboïde, et la liaison entre les deux genres voisins doit sans doute être cherchée dans cette direction. Les Inocybes étant

tous à notre connaissance saprophytes (sauf peut-être la stirpe des grandes espèces qui gravitent autour de *Piriodora*, sans que nous ayons pu en acquérir la certitude à cause de la ténuité extrême de leur mycélium), on peut voir là au moins une convergence de forme curieuse.

Les Hébélomes

Ce genre a une écologie très voisine de celles des Cortinaires, avec des exigences moindres. Les grandes espèces sont mycorhiziques et les petites comme sacchariolens, circinans, mesophaeum sont saprophytes. Alors que la plupart des Cortinaires mycorhiziques sont attachés aux arbres nobles et sont purement forestiers, les Hébélomes se contentent des racines des moindres buissons et abondent dans les friches que la forêt est en train de reconquérir. De même *longicaudum* envahit les plantations de pin — ou leurs semis — dès leur enfance au même titre que *Boletus granulatus*. A ce titre, ces Champignons généralement méprisés et difficiles ont certainement leur rôle à jouer en « essuyant les planches » pour ceux qui leur succéderont. Le très vulgaire *crustuliniforme* est un des très rares champignons mycorhiziques de *Prunus spinosa* qui envahit les friches et forme le premier échelon de la reconstitution des forêts. Si comme nous le croyons et essayerons de le démontrer le climax d'une forêt se définit autant par le nombre des champignons mycorhiziques qui lui sont propres que par les essences qui la forment, cet Hébélome formerait la première assise de ces formations.

Les Rhodophylles

Encore un genre d'une difficulté extrême et devant lequel nous aurions pu quitter la partie. Car avec les progrès réalisés par les chercheurs modernes (Romagnesi) le nombre de ses espèces s'est accru au point que plus un mycologue n'ose nommer celles qu'il trouve. Toutefois, pour ce qui nous occupe, cette difficulté n'intervient pas. Les Rhodophylles comprennent plusieurs sous-genres (*Eccilia*, *Nolanea*, *Naucoria*) composés exclusivement de petites espèces praticoles et saprophytes dont l'écologie n'offre aucune particularité notable et se lit d'elle-même sur le terrain.

Toutefois, Romagnesi signale que plusieurs *Leptonia* sont spéciaux aux aulnes. Nous avons trop peu de documents per-

sonnels sur ce point pour nous prononcer. Il ne nous semble pourtant pas que ces champignons soient mycorhiziques. Il est plus probable que les feuilles de ces arbres fournissent un humus pourvu d'un chimisme propre auquel se sont liées certaines espèces. De même *Morchella rotunda* familière de l'Orme et du Frêne. On sait qu'elle préfère les milieux féculents et sucrés, et justement les feuilles d'orme et de frêne sont les plus riches en matières nutritives de ce genre, comme l'atteste leur éminente valeur fourragère (1).

Il ne reste comme justiciables de notre étude que quelques grands Entolomes tels que *lividum*, *nidorosum*, *rhodopolium*, et les grosses espèces vernales telles que *clypeatum*, *aprile* et *sepium*. Si dans ce genre les espèces saprophytes forment une majorité absolument disproportionnée, c'est que le genre primitivement saprophyte n'a pu voir accéder au rang de « *firmiores* » que celle de ses espèces qui se sont adaptées à l'existence mycorhizique, contrairement à ce qui s'est passé chez les Russules, les Lactaires ou les Bolets où les saprophytes en infime minorité faite d'espèces graciles représentent une régression manifeste, une « dépaupération » des modules normaux qui aboutit à un nanisme remarquable.

Entoloma lividum

Ce champignon magnifique et redoutable ne croît qu'en plaine où il est ubiquiste, et en terrain calcaire. Dans le Jura, il ne dépasse guère l'altitude de 600 mètres et n'a jamais été observé au-delà de 800. Tous les arbres lui sont bons, conifères et feuillus, avec une préférence marquée pour le charme et le chêne, ces deux essences ayant d'ailleurs beaucoup d'espèces communes. Il aime les terrains secs et brûlants et on le voit comme certains Hygrophores forestiers sortir d'un sol composé de cailloux sans traces de terre où serpentent les racines de ses nourriciers. Il y forme des cercles irréguliers et statiques à fructification automnale, estivale plus rarement par saison humide, et plus rarement encore à deux fructifications successives, fait exceptionnel chez les mycorhiziques. Mais cette deuxième fructification est toujours très éloignée de la première et se montre en septembre, à la date ordinaire, quand la première a eu lieu par exception en juillet. Il semble bien présenter deux races, dont l'une est celle que les anciens

(1) Toutefois le Pr. Guinier nous signale qu'il a observé une station de Marchella rotunda manifestement mycorhizique d'un Orme.

appelaient *sinuosum*, plus forte, à chapeau ondulé et propre aux Chêne et Charme, la seconde, plus commune, plus régulière et moins massive, étant celle des Hêtres et des conifères. Les *Entoloma rhodopolium* et *nidorosum* ont à peu près les mêmes habitudes, mais avec un mycélium beaucoup plus massif et plus enveloppant qui fait que la fructification se produit non pas en lignes comme pour le précédent, mais par taches très fournies et souvent d'une étendue considérable.

Les Entolomes printaniers

Ces champignons remarquables par leur apparition à une époque où les Agarics charnus sont rares et qui va de fin mars à mai viennent à peine d'être tirés au clair, on peut croire d'une façon définitive, par ROMAGNESI. Les trois plus communs sont *clypeatum*, *aprile* et *sepium*. Tous trois ont la particularité unique (ou presque) d'être liés aux arbres de la famille des Rosacées, et plus spécialement aux épines noire et blanche, au Pommier et au Prunier. Aux Ormes aussi (ROMAGNESI) qui comme les Rosacées n'hébergent pas de champignons mycorhiziques. Un curieux parallélisme à constater : cette série d'arbres favorise la croissance dans son voisinage de saprophytes particuliers tels que *Calocybe Georgii* et *Morchella rotunda*.

S'ils ont été longtemps mal connus, c'est sans doute moins à cause de leurs faibles différences macroscopiques que de l'irrégularité de leurs apparitions. Ils sont communs partout, mais peuvent demeurer, dans l'Est où les printemps sont froids, plusieurs années sans fructifier. Vienne un printemps tiède et humide, on les trouve en masse le long des haies et dans les vergers. Il arrive, mais rarement, que comme pour d'autres champignons printaniers, ils donnent un « regain » (1) en septembre.

Mais sous les climats plus doux, dans l'Ouest ou la région parisienne, leur présence est constante. Quant au caractère vernal de leur fructification, on ne peut que le constater sans pouvoir lui chercher d'explications, si aberrant qu'il soit parmi les mycorhiziques et même dans le reste du genre. Peut-être peut-on y voir une trace de leur saprophytisme encore récent, les saprophytes n'ayant pas de saison propre

(1) D'après le Pr. KUHNER, ces exemplaires d'automne pourraient bien appartenir à des espèces différentes.

et plusieurs saprophytes du genre (*Nolanea hirtipes* et autres) étant printaniers. D'autre part, *Entoloma clypeatum*, généralement mycorhizique, peut aussi se comporter en saprophyte pur au milieu des prairies et viendrait par là corroborer ce point de vue.

Les Hygrophores

C'est un genre intégralement mycorhizique. Cette assertion peut étonner étant donné le nombre considérable d'Hygrophores qui croissent dans les prés dont la flore mycologique est dans l'ensemble saprophyte. Nous avons cru nous-même longtemps que les Hygrophores des prés ne se comportaient pas autrement que les Rhodophylles ou les Melanoleuca qui poussent à côté d'eux. Mais notre trouble a commencé quand nous avons voulu découvrir le mycélium des Hygrophores.

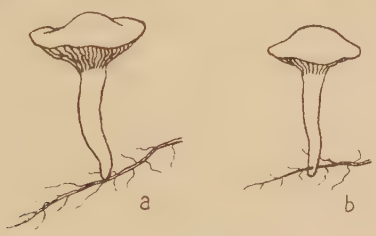


FIG. 4.

a) Hygrophorus niveus semblant naître d'une racine de graminée.
b) La même espèce dont le stipe est traversé par une racine.

C'est une opération impossible. Leur pied à tous se termine nettement, comme une canine, sans une bavure, sans un filament, parfaitement propre. En revanche, quand on prend soin de détacher l'Hygrophore avec une carotte de terre dont il est le centre et de chercher délicatement le point d'attache du stipe, on découvre que ce point est toujours une radicelle de graminée, et que souvent l'extrémité du stipe enveloppe cette radicelle. De mycélium visible, aucun. Nous n'avons pas pu davantage le découvrir autour des racines à cause de son excès de ténuité, et le découvrirait-on qu'il serait bien téméraire de vouloir l'identifier. Toutes les racines dans les prairies naturelles sont plus ou moins enchevêtrées de mycéliums divers et impossibles à séparer les uns des autres. Cependant la multiplicité des expériences faites sur toutes les espèces rencontrées nous a convaincu que toutes les espèces à nous connues des Hygrophores praticoles étaient des mycorhizi-

ques de l'herbe (1) et probablement les seules parmi les champignons supérieurs à présenter ce caractère.

Ce fait peut être confirmé par d'autres raisons : aucun Hygrophore ne croît sur la terre nue ou cultivée, et ils sont d'autant plus nombreux en espèces que la prairie où ils se trouvent est plus ancienne et plus « naturelle ». Voici le processus qu'on peut observer. Quand un champ est « fatigué », le paysan le convertit en prairie en semant du trèfle à l'abri d'une avoine en fin d'assolement. L'année suivante, le trèfle occupera tout le terrain, puis au bout de quatre ou cinq ans aura disparu pour laisser la place aux graminées à mesure que le terrain s'appauvrit en chaux dans sa couche arable. Ainsi peu à peu la prairie artificielle retourne à l'état de prairie naturelle, sa flore s'appauvrissant en éléments importés et se conformant progressivement à la flore indigène normale.

Mais ces conditions ne sont pas encore suffisantes. Les Hygrophores ne s'établiront que si la prairie tout en étant régulièrement fauchée ne reçoit aucun engrais. En effet, il suffit d'un épandage de scories, de chaux ou de phosphates qui relève le p H, ou d'un épandage de purin ou de fumier qui relève le taux d'azote pour que les Hygrophores établis disparaissent et pour les empêcher de s'établir. De là leur rareté dans les prairies grasses et soignées et au contraire leur abondance dans ce qu'on appelle dans l'Est les « planches », c'est-à-dire les prairies sèches et éloignées qui ne reçoivent jamais d'engrais et fournissent cependant des récoltes constantes d'un fourrage fin et estimé.

L'état « hygrophorique » du sol se reconnaît à l'apparition des mousses, qui sont elles-mêmes le signe de l'acidification de la surface. Mais il ne faut pas non plus que cette acidité soit excessive. D'après nos mesures, les espèces les plus tolérantes apparaissent aux environs de p H 7 avec un optimum à p H 6 - 5,5 et ensuite sauf pour de rares espèces résolument calcifuges, une nette diminution. C'est pourquoi sans doute ils sont beaucoup moins fréquents dans les prairies vosgiennes extrêmement acides que dans les prairies jurassiques où le calcaire sousjacent empêche une acidification excessive.

Moins abondants aussi dans les pâturages, trop azotés sans doute, et où le sol est trop souvent bouleversé par le piétine-

(1) Peut-être aussi des Mousses.

ment des animaux. Quant à l'abondance de leurs poussées, elle est exactement proportionnelle à la poussée de l'herbe. Les années où comme en 1952 la sécheresse a été si prolongée qu'il n'y a pas eu de récolte du regain, la fructification des Hygrophores a été nulle. En 1951 où le regain a été d'une abondance extraordinaire, les Hygrophores se sont montrés en quantité vraiment prodigieuse et c'est par de telles années seulement qu'on peut vraiment étudier les espèces les plus rares, voire même en découvrir de nouvelles. Si les plus banales, comme Hygrophorus niveus se montrent toujours plus ou moins, les années de pauvreté, les espèces normalement rares n'apparaissent qu'à proportion et sont impossibles à découvrir.

Et puisqu'il est difficile de découvrir directement le caractère mycorhizique des Hygrophores des prés, nous en voyons cependant une preuve dans ce parallélisme constant de la végétation herbacée et de la végétation fongique. Alors que les saprophytes comme *Agaricus campester* ou *Rhodopaxillus panaeolus* ne sont nullement affectés, au contraire, par la misère de l'herbe, les Hygrophores lui sont exactement soumis et leur vitalité en est exactement dépendante. Il est probable qu'il leur faut toute l'année pour constituer leurs réserves et qu'ils ne peuvent les constituer que pendant les périodes de végétation active de l'herbe. Que cette végétation soit arrêtée par la sécheresse et les mycéliums demeureront stériles.

On pourrait se demander si les Hygrophores ne sont pas parasites de l'herbe. Mais ce parasitisme se traduirait par un affaiblissement quelconque de l'herbe attaquée, et nous n'avons jamais pu l'apercevoir, même dans les prés très anciens où les Hygrophores foisonnent en nombre et en espèces. Certains d'entre eux forment dans les prés des cercles, mais toujours fragiles, de peu d'étendue et visibles seulement au moment de la fructification. Ce qui tendrait à prouver que contrairement aux grands saprophytes, ils n'accumulent aucun nitrate.

Quand un champ cultivé retourne à la prairie naturelle, les Hygrophores qui le peupleront n'apparaissent pas dans un ordre indifférent. Les espèces les plus banales et par définition les plus tolérantes se montrent les premières. *Hygrophorus niveus* fait le lever du rideau et avertit l'observateur que le sol atteint son nouvel équilibre avec le milieu vivant. Suivent bientôt *Hygrophorus conicus* et *intermedius*, beaucoup plus tard *Hygrophorus puniceus* et toute la série des

Hygrocybe, et seulement dans les très vieilles prairies très moussues et au comble de l'acidité possible sur sous-sol calcaire (p H 5,5 - 6) des espèces telles que *Hygrophorus virgineus, pratensis, fornicatus, amoenus*, etc., qui sont aussi celles qu'on trouve le plus facilement dans les prairies des terrains cristallins.

Quant au fait qu'ils soient nettement plus abondants (« d'une abondance vertigineuse », nous disait un mycologue illustre) dans l'Est de la France et spécialement au nord du Jura et dans les collines sous-vosgiennes, il n'en faut voir la raison que dans le climat. En effet cet extrême est de la France jouit en général d'étés chauds et pluvieux (l'isotherme d'été de Belfort est le même que celui de Biarritz) avec maximum de précipitations en juin et en août. Cette particularité explique la croissance continue de l'herbe, la constitution de vastes prairies naturelles et la formation commune de biocénoses favorables. Et c'est pourquoi on a découvert plus d'Hygrophores nouveaux dans cette région restreinte depuis vingt ans que dans toute l'Europe depuis cinquante.

Il est vrai que rien n'est simple dans cet ordre de faits, car la Normandie herbagère, malgré la végétation de l'herbe merveilleusement assurée par la constance de la pluviosité est très pauvre en Hygrophores, pauvreté qui contraste avec la richesse de ses prairies en grands saprophytes. Si on veut à toute force hasarder une explication, il faudrait dire peut être que la Normandie est faite de pâturages qui ne sont plus des prairies naturelles, et les Hygrophores n'aiment pas les pâturages. Un des prés les plus riches que nous connaissions ayant été transformé en pâture fermée, les Hygrophores à notre plus grand regret, y ont aussitôt disparu dans la proportion de 80 %.

*
* *

Leur date d'apparition donne lieu à des remarques curieuses. Ils sont d'autant plus tardifs qu'ils sont plus hygrophanes. Ceux dont la chair est relativement sèche et compacte, comme *virgineus* et *pratensis*, apparaissent dès le mois de septembre. Mais le gros des espèces transparentes, comme *niveus, fornicatus, psittacinus*, ou à chair très molle, comme *unguinosus* et *nitratus*, attendent l'arrière automne et les premières gelées qui ne les arrêtent pas toujours. Tout se passe comme si les premiers pouvaient résister par leur masse et leur tissu serré

à une certaine évaporation, tandis que les autres toujours normalement gorgés d'eau, sont obligés d'attendre les jours de pluie froide et les longues nuits chargées de brouillard pour fructifier sans souffrir. On le voit bien quand ils sont surpris, comme il arrive, par quelques belles journées de soleil et de vent d'Est. Ceux qui étaient éclos se décolorent, se fendent ou se craquèlent, et il cesse d'en pousser de nouveaux jusqu'à ce qu'une humidité suffisante revienne — s'il n'est pas trop tard.

En revanche, les Hygrophores des forêts qui appartiennent presque tous au sous-genre Limacium sont plus précoces, car ils sont généralement épais, revêtus d'une cuticule imperméable et glutineuse et se trouvent dans un milieu dont l'humidité au mois de septembre est constante et forte. Ils n'ont pas d'autres exigences à ce point de vue que la plupart des Champignons qui croissent dans les mêmes stations, mais comme ceux des prés, une longue sécheresse les empêche de fructifier. Ainsi *Hygrophorus penarius* dont l'apparition normale se situe dans l'Est au 20 septembre a besoin de trois semaines de pluies préalables pour fructifier. C'est-à-dire que s'il n'a pas plu au 1er septembre, la fructification ne sera possible qu'au mois d'octobre. A ce moment-là intervient le facteur température, et si celle-ci est trop fraîche, il fructifie à peine ou pas du tout, et jamais après la chûte des feuilles si précoce qu'elle puisse être.

Cette dernière constatation nous a mis sur la voie d'une hypothèse qui expliquerait en partie la date d'apparition de la majorité des champignons mycorhiziques forestiers. C'est un fait qu'ils disparaissent à la chûte des feuilles, alors que les saprophytes continuent comme si de rien n'était, et que sous les sapins dont les feuilles sont persistantes on les trouve jusqu'aux gelées, et même au-delà. Nous y voyons quant à nous la preuve que l'activité des mycéliums mycorhiziques est parallèle à celle des végétaux qui les hébergent. Quand les feuilles tombent, le mouvement de la sève dans les arbres s'arrête totalement, et les mycéliums sont paralysés. Cet arrêt ne se produisant chez les Conifères qu'à la dernière extrémité, les champignons des conifères sont aussi les derniers à fructifier quand tous les autres ont disparu, compte tenu au surplus de l'abri que constituent contre le froid le couvert épais des sapins et la couche de terreau d'aiguilles.

Mais sous les feuillus, la date de fructification des Cham-

pignons se situant en moyenne un mois avant la chûte des feuilles, il suffit de connaître un peu la biologie des arbres pour remarquer une curieuse coïncidence. Le mois de septembre est celui où les arbres constituent leurs réserves et où les matières nutritives élaborées par les feuilles se forment en réserves à la fois dans les bourgeons et dans les racines, qui à l'entrée de l'hiver deviennent blanches et charnues pour se vider au printemps. C'est précisément l'époque où les champignons fructifient. En conclure à un rapport de cause à effet direct serait trop simple. Mais on peut supposer sans invraisemblance que les mycéliums, ayant absorbé pendant toute la durée de la végétation les excrétions des racines, puis recevant un surcroît de nourriture au moment où redescend la sève, privés d'autre part d'un élément nutritif dont la circulation va brusquement s'arrêter se mettent à fructifier sous l'effet de cette rupture du rythme végétatif. La fructification est une réaction de misère physiologique, comme il est fréquent de l'observer dans le règne végétal, et surtout chez les plantes qui vivent dans des conditions paradoxales et pathétiques. Beaucoup de Cactées par exemple ne fleurissent que quand elles sont ratatinées par une sécheresse impitoyable et au bord même de la mort. Les Clivias de nos appartements n'ont une floraison assurée que si on les laisse à sec d'octobre à janvier, et beaucoup d'Orchidées ne fleurissent qu'après la saison sèche, ou ce qui revient au même pour nos Orchidées indigènes, après l'hiver.

La végétation des champignons mycorhiziques est tellement soumise à celle des arbres — hôtes qu'on peut l'observer constamment et sans difficulté. Pour ne pas sortir des Hygrophores, *Hygrophorus penarius*, lié au chênes, fructifie plus ou moins tous les ans, mais fructifie d'une façon prodigieuse les années de glandée totale, c'est-à-dire une fois tous les 10 ans, et beaucoup de ses mycéliums ne fructifient que ces années-là qui sont par définition des années d'activité maximale de ces arbres. Il en est de même de l'*Amanita caesarea*. De même aussi pour les Bolets du groupe *edulis*, comme on peut s'en rendre compte aisément lors de leur récolte.

Cas particuliers. — Hygrophorus penarius. — Ce magnifique *Limacium* est régulièrement lié au Chêne dans l'Est, et parfois au Charme. Le cas n'est pas unique et beaucoup de champignons du Chêne adoptent le Charme le cas échéant. Nous avons eu la chance d'assister à la naissance d'une sta-

tion de cette espèce et de la suivre plusieurs années. Il s'agit d'un Chêne pédonculé de 40 ans d'âge d'après son diamètre, établi sur une pente rocheuse faite de débris de dalle nacrée qui affleurent partout à la surface. Nous y avons trouvé un Hygrophore unique pour la première fois en 1935 à 1 m. 50 du tronc en contrebas. En 1936, quatre exemplaires et chaque année davantage si bien qu'en 1952, année pourtant peu favorable, nous en avons compté plus de 60. La station s'est développée uniquement vers l'aval, contrairement à ce qui se passe pour les saprophytes qui remontent toujours. Sa forme est celle d'un éventail très ouvert dont la pointe se trouve à

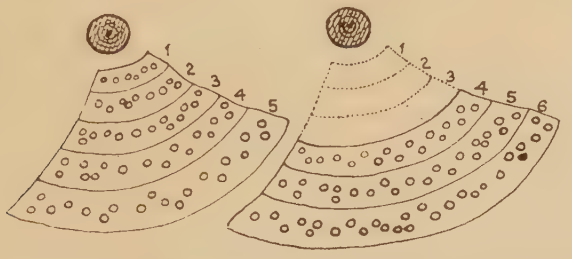


Fig. 5. — Etablissement et fructification au pied d'un Quercus peduculata d'Hygrophorus penarius. La 5e année le mycélium est encore fertile sur toute sa surface. La 6e année les zônes 1, 2 et 3 sont devenues stériles.

l'endroit où s'est montré le premier exemplaire et elle fructifie sur toute sa surface, chaque carpophore étant en relations parfaitement visible avec une racine de l'arbre. D'autres stations que nous avons suivies également mais en terrain plat, étaient grossièrement circulaires et fructifiaient les unes sur toute leur surface, les autres seulement sur une large marge. Nous avons observé sur cette espèce une anomalie très bizarre. Certaines années, on trouve des carpophores qui se présentent sous la forme d'un *Clavaria pistillaris* trapu et très dur, sans une trace de chapeau ni de lamelles. Il serait impossible d'identifier cette production si on la trouvait isolée. Mais on trouve toutes les transitions entre ce « monstre » et les formes normales, depuis ceux qui ne présentent sur un côté qu'une petite lucarne où s'ébauchent des embryons de lamelles, jusqu'à celles qui ont une moitié ou trois quarts de chapeau.

La particularité la plus étrange de cette espèce, c'est sa concomitance régulière avec *Hygrophorus Russula*. On peut

trouver *penarius* seul, mais nous n'avons jamais pu trouver *Russula* dans nos forêts sans qu'il soit accompagné de *penarius*. Mais comme les exigences de *penarius* sont plus étroites,

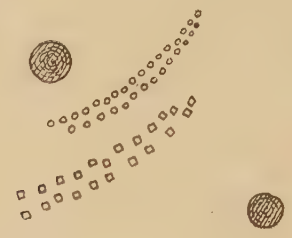


Fig. 6. — Concomitance de deux cercles d'Hygrophorus penarius (■) et Russula (o) entre deux troncs de Quercus.

il arrive souvent que *Russula* fructifie sans que *penarius* se montre. C'est également dans les stations de *Hygrophorus penarius* que nous avons rencontré *Tricholoma crassifolium* (1), que nous n'avons jamais vu ailleurs. Quant à savoir si ces champignons entretiennent entre eux des rapports quelconques ou si plus simplement leurs conditions d'existence étant identiques ils se retrouvent régulièrement ensemble, c'est ce qu'il n'est pas encore possible de décider, comme dans le cas de *Boletus edulis* et de *Clitopilus prunulus*. En tous cas, ces deux espèces — comme en général les grands Hygrophores — caractérisent des stations exceptionnellement riches en espèces malgré l'aspect aride et rocailleux de leur terrain d'élection.

***

Hygrophorus poetarum. C'est le géant du genre, spécial aux hêtraies préalpines. Voisin de *pudorinus*, il a été longtemps confondu avec lui et n'en est peut-être qu'une mutation adaptée au Hêtre. Ayant la chance d'habiter une région où ses stations sont nombreuses, nous avons pu l'étudier de près, assister à la naissance d'une station, à la disparition et à la résurrection de quelques autres. 1° Une station naît. A un mètre du tronc d'un Hêtre adulte apparaissent quelques exemplaires. La station s'étend en largeur en un arc de cercle dont le tronc est le centre, s'en éloigne rapidement et se

(1) Il s'agit d'une forme gigantesque de cette espèce, qu'il faudrait peut-être nommer.

stabilise à 5 mètres du tronc où se trouve la plus grande densité de radicelles. La fructification n'est pas régulière et manque totalement les années sèches. Au contraire, par les années humides et surtout quand les Hêtres sont chargés de faînes, la fructification peut être surabondante et si densément cespiteuse que les carpophores, irréguliers par nature, en sont complètement déformés.

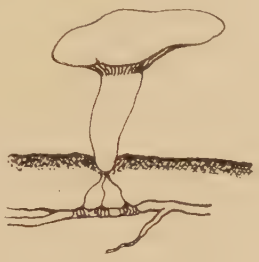


FIG. 7.
Disposition dans le sol de la fructification d'Hygrophorus poetarum.

2° Nous en connaissions une énorme station adulte qui formait un cercle complet d'une dizaine de mètres de rayon autour d'un très vieux Hêtre. Cet arbre, atteint par la limite

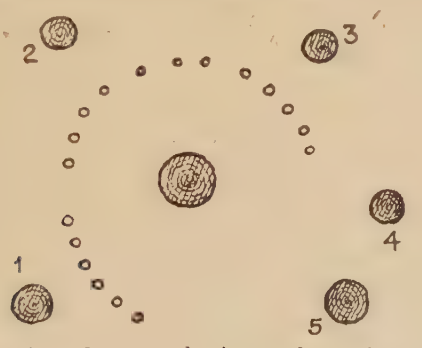


FIG. 8. — Disposition d'un cercle incomplet d'Hygrophorus poetarum autour d'un Fagus. Le hêtre abattu, le cercle disparaît totalement, puis réapparaît à la même place par morceaux dans les secteurs où s'avancent les racines des hêtres voisins 1, 2 et 3, tandis que du côté des chênes 4 et 5 il est toujours absent.

d'âge, fut coupé et la station disparut. Du moins l'avions-nous cru. Mais cinq ans plus tard, nous avons vu réapparaître des carpophores isolés sur l'ancienne ligne de fructification, puis tous les ans davantage, et aujourd'hui, une moitié du cercle est complètement reconstituée. Voici le processus que

nous imaginons : les racines de l'arbre coupé étant mortes n'ont plus nourri les mycéliums qui ont cessé de fructifier. Mais en même temps, les Hêtres voisins ne trouvant plus la concurrence de l'ancêtre ont insinué leurs racines vivantes entre les racines mortes, ont retrouvé les débris du mycélium en sommeil, les ont repris en charge et ont permis à nouveau leur fructification. Cette explication est d'autant plus vraisemblable que le côté du mycélium qui ne s'est pas reconstitué est occupé par un Chêne et des Charmes. Cet Hygrophore se trouve toujours sur les argiles profondes et dans les stations fraîches, fréquemment en compagnie de *Clavaria botrytis* et *flava* et de *Cortinarius caerulescens*.

*
* *

Hygrophorus gliocyclus. — Cet Hygrophore spécial aux Pins n'est pas commun partout. Mais si on le dit rare dans le Jura, c'est surtout parce que les Pins ne sont pas spontanés dans le Jura français et que les plantations n'attirent pas toujours toutes les espèces commensales. De plus, cet Hygrophore est un champignon de la jeunesse des arbres et quand il abonde, c'est dans les plantations ou les semis de 5 à 10 ans où la hauteur des herbes le rend difficile à découvrir. On a tort peut-être de parler de Champignons liés à la jeunesse des arbres. En réalité, ce sont simplement des champignons de grand air. Notre Hygrophore, très rare dans les vieilles forêts de Pins, peut très bien adopter un très vieil arbre pourvu qu'il soit isolé dans une prairie où ses racines se déploient à leur aise en surface et où le sol soit couvert de végétation herbacée et non d'aiguilles. Le même phénomène se produit également avec *Boletus granulatus* qui lui aussi est un champignon soit de lisière, soit de jeunesse, soit d'arbres isolés.

*
* *

Hygrophorus virgineus. — Cet Hygrophore dont la tradition s'était perdue est compris par nous au sens de Quélet : un champignon tout blanc, massif, en toupie, parfois taché de rose et croissant dans les prés. Quélet dit très bien de lui : « On dirait une miniature de *penarius* ». Il n'est pas commun et caractérise les très vieilles prairies naturelles à surface très acide et moussue. C'est le dernier venu, et dans les endroits

où on le trouve, tous les autres Hygrophores sont possibles. Mais il a une particularité unique parmi les *Camarophyllus* : ses mycorhizes peuvent s'allier non seulement aux graminées, mais aussi aux racines de certains arbres, et en particulier à celles des noisetiers. Nous avions remarqué depuis longtemps qu'on le trouvait en pleine prairie, voire même dans les terrains tourbeux dont l'acidité lui semble favorable, mais aussi et toujours en exemplaires puissants dans l'herbe le long des haies. En examinant de près un nombre suffisant de ces stations, nous l'avons vu en relation avec les racines émanant de la haie, et particulièrement avec celles des noisetiers. Le noisetier est d'ailleurs un arbre à Hygrophores et nourrit fréquemment *nemoreus*, *arbustivus* et *unguinosus*. Nous l'avons trouvé aussi en relations manifestes avec des cerisiers, et ce serait même le seul Champignon mycorhizique que nous connaissions à cet arbre.

*
* *

Hygrophorus hypothejus. — Cet Hygrophore dont l'apparition clôture la saison mycologique et qui paraît insensible à des gelées même assez fortes demande pour être étudié à l'état pur d'être observé autour d'un Pin isolé. Quand on a la chance assez rare de le rencontrer en même temps que les autres champignons mycorhiziques de cet arbre, on s'aperçoit que *Boletus granulatus* dessine autour de l'arbre un cercle éloigné qui marque la limite de son activité radiculaire. A l'intérieur de ce cercle se trouve celui de *Lactarius deliciosus* et au centre de ces deux zônes, pêle-mêle et sans ordre apparent des espèces telles que *Tricholoma striatum*, *Tricholoma terreum*, *Tricholoma vaccinum*, *Russula Queletii*, *Russula atrorubens*, *Russula sanguinea*, et s'il est présent, *Hygrophorus hypothejus* particulièrement abondant par les automnes détrempés, *Hygrophorus limacinus*, *Hygrophorus olivaceoalbus* moins fréquemment. Cet ordre de préséance pour n'être pas absolument rigoureux, est néanmoins parfaitement visible et une statistique lui donnerait force de loi dans 80 % des cas. Tout se passe comme si certains champignons ne colonisaient que les plus fines radicelles, d'autres se contentant comme support de racines déjà adultes. A moins que certaines espèces ne puissent pas s'établir avant le passage

de certaines autres, mais c'est un problème encore au-delà des possibilités de notre technique.

*
* *

Hygrophorus olivaceoalbus. — Alors que les différentes espèces d'Hygrophores sont tellement stables et toujours semblables à elles-mêmes, l'observation continue de celle qu'on détermine selon la tradition sous le nom d'*olivaceoalbus* la fait apparaître comme une espèce collective. En effet, donnée comme spéciale aux conifères, elle s'y présente déjà sous des formes différentes selon qu'il s'agit de pins ou de sapins, et il en existe sous les feuillus des formes encore très différentes. C'est une espèce à reprendre complètement et son écologie peut aider à la séparation de formes, de variétés ou peut-être d'espèces d'apparence voisine.

*
* *

Hygrophorus pustulatus. — Cet Hygrophore est le seul dont nous croyons avoir trouvé des formes saprophytes. Il arrive en effet qu'on en rencontre dans le terreau d'épicea des formes minuscules à mycélium visible, tandis qu'à deux pas on trouve les formes normales, plus vigoureuses, parfois presque grosses (surtout sous les Abies) et mycorhiziques. Profitons de l'occasion pour signaler qu'*Omphalia atropuncta* que certains mycologues (1) rangent dans les Hygrophores, s'en éloignerait par le fait qu'elle est toujours saprophyte, comme les Omphales où elle prend place malgré sa physionomie aberrante.

Russules et Lactaires

On peut examiner ensemble ces deux genres si proches parents et si semblables dans leur écologie. L'un et l'autre sont presque totalement mycorhiziques et montrent des mœurs presque identiques, sans présenter d'ailleurs de particularités aussi frappantes que les Hygrophores par exemple. Ici comme pour les Cortinaires on se trouve devant une difficulté souvent insurmontable de détermination, aussi bornerons-nous nos observations aux espèces non critiques et

(1) Lange, Kuhner et Romagnesi.

parfaitement fixées (comme nous l'avons fait tout au long de ce travail) et à ce que nous avons pu observer par nous-même.

On peut dire en gros (mais beaucoup d'exceptions sont possibles) que Russules et Lactaires présentent au point de vue écologique trois séries distinctes : celles des conifères, celle des grands feuillus, et celle des bouleaux et peupliers. Plus une faible série résiduelle d'espèces apparemment saprophytes. Mais chaque série se décompose encore en trois sous-séries, celle du calcaire, celle des terres acides, et celle des indifférentes. Aucun genre parmi les Agaricales ne paraît aussi sensible au caractère chimique du milieu.

De même aucun genre ne paraît présenter au même degré un pareil ensemble de phénomènes d'endémisme. Telle Russule, comme *caerulea*, est purement atlantique. Telle autre comme *olivacea* est montagnarde ou submontagnarde, telle autre n'est connue que de la région parisienne, telle autre que du Midi. En dehors du gros du troupeau cosmopolite, chaque région a les siennes, beaucoup d'espèces occupant une aire restreinte. Mais il est périlleux de raisonner sur les listes connues, car à moins de disposer d'un catalogue critique et très étudié, on ne peut guère se fier aux listes fournies après les excursions, les déterminations au pied levé étant toujours approximatives. Car au vu d'un exemplaire litigieux, on arrive à donner un nom par éliminations successives, et ce nom, s'il a pour lui la vraisemblance, ne saurait toujours se prévaloir de la certitude. C'est ainsi que depuis cinquante ans on détermine dans la région parisienne deux Russules comme étant *integra* et *Queletii*, alors que ni l'une ni l'autre n'y existent (Romagnesi).

Cas particuliers (1)

Lactaires :

I. — *a*) sous les conifères, indifférents au terrain : *Scrobiculatus, deliciosus, salmoneus, sanguifluus, uvidus, picinus, lignyotus, mammosus, camphoratus;*

b) sous les conifères, en terrain calcaire : *Porninsis, mitissimus.*

c) sous les conifères, en terrain acide : *Repraesentaneus, violascens, hysginus, trivialis, helvus, theiogalus.*

(1) Toutes les espèces énumérées ici le seront au sens de Konrad et Maublanc.

II. — *a*) Lactaires des bois mêlés — terrain calcaire : *Aspideus, blennius, pallidus, zonarius;*

b) indifférents : *Pyrogalus, vellereus, piperatus, volemus, subdulcis.*

c) en terrains siliceux ou acides : *Chrysorrheus, lilacinus.*

Lactaires des Bouleaux, des Ormes et des Peupliers :

a) Terrains acides : *Torminosus, cilicioïdes, plumbeus, vietus, glycyosmus, spinosulus* (aussi sous les conifères), *subalpinus* et *griseus* (sec. Kühner), *tabidus, vietus;*

b) Indifférents : *Controversus.*

A considérer cette liste, on s'aperçoit avec surprise que sur les 42 espèces qu'elle contient, 12 seulement sont liées aux feuillus ordinaires, contre 19, presque la moitié, aux conifères, et 10 aux aunes, aux bouleaux et aux salicacées. Ces proportions ne se retrouvent dans aucun autre genre; elles plaident en faveur de la haute antiquité du genre que confirme son archaïsme par rapport aux Russules qui vraisemblablement en sont sorties. De plus, les Lactaires qui se trouvent au point de raccord des deux genres, comme *vellereus* et *piperatus* si proches des Russules *compactae* sont comme ces dernières des champignons des grands feuillus. C'est un point où l'écologie confirme la phylogénie d'une façon très satisfaisante pour l'esprit.

Enfin, deux Lactaires au moins nous ont paru pouvoir être saprophytes s'ils ne le sont pas toujours : *serifluus* et *camphoratus*. Nous les avons récoltés l'un et l'autre dans des stations qui ne laissent aucun doute : crêtes des ornières dans les forêts et souches décomposées où ne s'aventurait aucune racine capable de les supporter.

Les Russules

Il serait possible d'établir une liste statistique semblable pour les Russules, mais elle serait moins instructive, car les espèces dans leur ensemble ne manifestent pas un exclusivisme semblable à celui des Lactaires. Ainsi, sur 72 espèces admises par Konrad et Maublanc, 15 tout au plus peuvent être considérées comme exclusives des conifères, une dizaine seulement sont exclusives des terrains acides, le reste se montrant à peu près indifférent aux essences et au caractère du terrain, et presque toutes les espèces des feuillus pouvant

à l'occasion se trouver aussi sous les conifères, à l'exclusion de quelques espèces à peu près spéciales au bouleau. On peut voir dans cette élasticité écologique si différente de la rigidité des Lactaires une présomption en faveur de la jeunesse d'un genre qui semble encore en pleine évolution, dont presque chaque espèce possède des formes stationnelles et qui n'a pas encore cristallisé ses habitudes.

Trois espèces seulement nous paraissent pouvoir être saprophytes : *puellaris* et *minutula*, spéciales au terreau de sapin où leur mycélium est parfois visible, caractère exceptionnel dans le genre, et *fragilis*, fréquente sur les souches décomposées.

Cas particuliers

Russula olivacea. — Ce géant du genre (les exemplaires de 20 cm. de diamètre ne sont pas rares) est loin d'être commun partout, mais peut l'être énormément. Dans les montagnes de l'Est de la France, on le trouve partout et en tous terrains sous le Hêtre et l'Epicea, mêlé le plus souvent à sa forme verte. Elle ne forme jamais de cercles, mais des troupes inorganisées, parfois très nombreuses qui apparaissent le long du trajet capricieux des racines. C'est un champignon de la forêt adulte et les Hêtres les plus puissants sont ceux qui en abritent le plus. C'est aussi de toutes les Russules celle dont les besoins de température sont les plus larges. Elle apparaît sans interruption, de mai aux gelées pourvu qu'il pleuve, avec un optimum en juin et un autre en fin août. Mais elle semble soumise, comme beaucoup de champignons, à des périodicités encore inexplicables, et certaines années d'apparence favorable ne voient qu'une fructification presque nulle. Il se peut, comme nous l'avons vérifié pour certains Bolets que sa fructification dépende plus du temps de l'année précédente que de celui de l'année en cours.

Russula depallens. — C'est peut-être de toutes les Russules, la plus curieuse à observer. Liée au tremble et au bouleau, nous ne l'avons jamais rencontrée dans la forêt mais toujours dans les prairies de lisière où elle fait mourir l'herbe sur toute la surface des racines qu'elle colonise. Ce phénomène si fréquent avec les saprophytes praticoles a dans le cas présent une tout autre origine. En effet, il s'agit de faux cercles qui ne s'étendent jamais, et les mycéliums d'ailleurs introuvables n'accumulent aucune substance azotée. Il s'agit d'un processus d'intoxication pure et simple auquel les

muscinées sont d'ailleurs insensibles, et on distingue au premier coup d'œil ces stations aux plages moussues qu'elles forment, complètement dépourvues de phanérogames, sinon quelques cyperacées. La fructification s'étend selon les pluies de juillet à novembre, avec un optimum parfois extraordinaire en octobre.

Russula foetens. — On se détourne avec impatience de cette espèce grossière, inesthétique et malodorante. Cependant, elle présente quelques particularités dignes d'intérêt. D'abord, c'est à notre connaissance la seule Russule qui forme de vastes cercles parfaitement réguliers. Ensuite, elle est souvent la première Russule qui s'adapte aux forêts en formation, aux jeunes lisières, aux broussailles, aux bruyères. Alors que des Russules aristocratiques comme *xerampelina* ou *olivacea* ne daignent fructifier qu'avec des arbres de belle taille, foetens se contente d'un minimum vital qui convient à fort peu d'espèces. Les coins les plus arides et les plus malmenés lui suffisent et elle semble y faire le lit des autres espèces. C'est si vrai qu'en général la présence d'une station de *Russula foetens* détourne le chercheur de s'y arrêter car elle est trop souvent le signe extérieur d'une stérilité mycologique plus ou moins complète. Si elle occupe volontiers les broussailles, en revanche on la trouve aussi dans les vieilles sapinières à bout de souffle que les autres espèces mycorhiziques ont abandonnées.

Nous pourrions allonger beaucoup le catalogue de nos commentaires écologiques sur les Russules. Mais nous nous exposerions à de fâcheuses redites et nous préférons nous limiter à quelques cas typiques et exemplaires, portant sur des espèces parfaitement connues et dont chacun pourra suivre le comportement pour compléter nos observations personnelles. Nous avons le sentiment de défricher un domaine très mal connu, et des années de recherches de détail seront certainement nécessaires pour mettre au point nos connaissances sur ce sujet.

Les Bolets

Selon R. Heim, on peut définir ainsi les Bolets : Champignons charnus, porés, à stipe central et mycorhiziques. C'est dire l'importance attachée à ce dernier caractère par une tradition déjà ancienne, et c'est probablement à propos des Bolets que le mycorhizisme des Champignons supérieurs a

été observé pour la première fois avec évidence. En effet les Bolets des conifères en particulier sont si strictement et obligatoirement liés à ces arbres qu'il n'était pas possible de méconnaître leurs rapports, et qu'il était facile de les vérifier. Ce qui fut fait, et presque toutes les expériences que nous possédons sur ce sujet ont été faites sur les Bolets des conifères.

Mais comme les autres genres mycorhiziques, les Bolets présentent des espèces étroitement spécialisées, soit à une espèce d'arbre, soit à une famille tout entière, et d'autres de très large distribution et qui s'adaptent à tous les supports. Plus un tout petit résidu de saprophytes. Pour nous en débarrasser tout de suite, citons *Boletus piperatus* que nous croyons normalement mycorhizique, mais dont nous avons trouvé des formes de toute évidence saprophytes dans des monceaux de terreau de sapin où ne pénétrait aucune racine; puis *Boletus sulphureus* variété *sphaerocephalus*, qui croît sur la sciure de Pin; et enfin une espèce aberrante : *Boletus parasiticus* qui nous est presque inconnue et dont nous ne savons si elle se comporte comme un parasite réel ou comme un simple symbiote des Sclérodermes.

*
* *

Cas particuliers : *Boletus granulatus* et *luteus*. — Ces deux espèces sont si voisines que d'excellents esprits voudraient les identifier en faisant du second une simple forme annelée du premier. Cette vue si ingénieuse est fort tentante pour l'esprit. Mais nous ne pouvons nous y ranger pour avoir observé leurs comportements qui sont différents.

Ces deux champignons vivent avec le Pin, très régulièrement en compagnie de *Gomphidius viscidus*. Toutefois, nous avons observé *Boletus granulatus* en quantités considérables sur racines d'Epicéa. Voici la somme de nos observations à leur sujet.

Boletus granulatus. — Apparaît dès l'extrême jeunesse des arbres et disparaît ou devient rare dès que le couvert est assuré : comme tous les champignons de « jeunesse », il continue à se montrer sur les lisières ou autour des Pins isolés, à une distance du tronc égale à sa hauteur, qui est celle où se trouvent les dernières radicelles. En toute saison, du printemps à l'arrière automne, capable de quatre et même cinq poussées si le temps est favorable.

Boletus luteus. — N'apparaît que quand les arbres ont 10 ou 15 ans, et non pas en faux cercles sur les radicelles, mais anarchiquement, et aussi bien près du tronc qu'au loin. Beaucoup moins fécond que le précédent, il ne fructifie généralement qu'une fois dans l'année, mais plus longuement, et toujours après l'autre qu'il suit d'une dizaine de jours et seulement en automne, souvent très tardif et après les premières gelées. En Normandie où les hivers sont doux, on le trouve jusqu'en janvier.

Voilà un cas où l'écologie de deux espèces permet de les séparer si on lui accorde, comme il paraît naturel de le faire, la valeur d'un caractère aussi important que d'autres.

Signalons que *Boletus granulatus* est la première espèce sur laquelle on ait fait des expériences pour prouver le mycorhizisme. Celles de Costantin sont classiques, qui a constaté un surcroît de vigueur chez les Pins qui sont « inoculés » avec le mycélium. *Boletus granulatus* à ce point de vue est remplacé dans ce rôle auprès des Epicéas par *Lactarius deliciosus*. On sait en effet que les jeunes épicéas, une fois repiqués dans un terrain nouveau (ce qui est toujours le cas pour les plantations de la plaine) végète pendant quatre ou cinq ans avant de « partir en flèche ». Or d'après de nombreuses observations, ce « départ » n'a lieu que quand la plantation est envahie par les Lactaires qui sont sans doute les premiers occupants, au moins visibles. Le phénomène est en tous cas trop régulier pour n'avoir pas un sens (1).

Ce secours apporté aux jeunes arbres par les Champignons mycorhiziques a déjà reçu des applications pratiques. Les agronomes américains et à leur suite les soviétiques dans les gigantesques travaux de reboisement qu'ils effectuent les premiers dans leurs régions désertifiées, les autres à l'intérieur des steppes du sud de la Russie, prélinent les racines des conifères qu'ils plantent avec du terreau de forêt naturelle pour leur apporter immédiatement les mycorhizes dont ils ont besoin.

Le *Boletus elegans* joue certainement, avec quelques autres, le même rôle auprès du Mélèze qui ne semble pas pouvoir s'en passer. De même *Boletus placidus* pour le Pin

(1) Josserand cependant, dans la région lyonnaise voit « partir » les Epicéas sans que les Lactaires semblent y prendre part. (In litt.).

Weymouth et nous verrons plus loin les conclusions qu'on peut tirer de ce phénomène.

*
* *

Boletus edulis, aereus, reticulatus et *pinicola.* — Ce sont nos quatre cèpes classiques, et certains auteurs hésitent encore à les considérer comme autre chose que des variétés dont edulis serait admis — mais pourquoi? — comme le type. Ici encore, l'écologie de ces quatre espèces nous permettra

Fig. 9. — Mycelium de Bo'etus reticulatus, d'apparence diffuse mais partant d'une racine qui peut être très profonde.

d'admettre, tant elle présente de différences, qu'il s'agit de bonnes espèces.

Boletus edulis. — C'est le plus ubiquiste de ces quatre Bolets, puisqu'on le trouve dans tout l'hémisphère Nord, tant en Amérique que dans l'Ancien Monde, depuis la limite des forêts arctiques jusqu'aux confins du Bassin Méditerranéen. On le trouve aussi sous presque tous les arbres, feuillus et

Fig. 10. — Progression d'une station de Boletus edulis repérée trois ans de suite et suivant le tracé des racines.

conifères, et même sous des arbres aussi stériles d'ordinaire en Champignons que les Frênes ou les Platanes. Même tolérance à l'égard des terrains, pourvu qu'ils soient neutres ou acides. Les terrains réellement alcalins — ce qui est rare en forêt — lui semblent moins favorables. Même tolérance pour

l'altitude puisque chez nous on le trouve de la limite supérieure des forêts alpines jusqu'au bord de l'Océan.

Il semble donc que cette espèce, universellement connue et récoltée et qui est probablement le seul champignon sauvage à présenter une réelle importance économique, devrait être parfaitement étudiée. Il n'en est rien, et il ne faut pas s'en étonner, car sa fructification est incroyablement capricieuse et les lois qui la régissent demandent de longues années d'observations sur des stations repérées pour être saisies.

Pour l'observer comme en laboratoire, il n'y a pas de milieu plus favorable qu'une sapinière adulte, régulière et propre. En plantant de petits bâtons partout où éclôt un carpophore, il est aisé l'année suivante de constater les déplacements du mycélium, d'autant que dans les sapinières et seulement là, au moins dans l'Est, la fructification est régulière. On s'aperçoit alors que cette fructification est linéaire, que la ligne qu'elle décrit est le rayon d'un cercle dont un tronc d'épicéa est le centre, et qu'elle s'éloigne chaque année davantage, se trouvant le long d'une racine encore mince, mais qui n'est plus une radicelle. Quand il s'agit d'arbres dont les racines sont enchevêtrées comme celles des feuillus on observe des dispositions parfois vaguement circulaires, mais irrégulières et désordonnées.

Le point le plus intéressant est de déterminer les conditions de cette fructification. Nous avons pu le faire en constatant que dans le Midi elle est régulièrement annuelle, tandis que dans le Nord sauf sous les conifères, il peut se passer plusieurs années sans qu'on y assiste. Voici la règle : cette fructification est toujours automnale et ne se produit qu'après les périodes de sécheresse et de grandes chaleurs, qui sont rares au nord de la Loire. Mais la chaleur ne suffit pas, il faut encore qu'elle soit suivie d'une période assez douce et pluvieuse, car si la température baisse brusquement, la fructification est immédiatement stoppée. Ainsi en 1952, un automne glacial ayant succédé sans transition à un été torride, *Boletus edulis* n'a pas paru. D'autre part, il semble obéir à un rythme décennal, puisqu'il a surabondé de façon vraiment exceptionnelle en 1924, 1934, 1944 qui ont été aussi des années de glandée totale. Quant à sa présence plus régulière sous les sapins, elle s'explique du fait que même par les années assez pluvieuses, le sol des sapinières demeure très

sec tout l'été à cause de la difficulté pour la pluie de traverser leur couvert, et à cause de l'absorption intense réalisée par les racines.

Ainsi peut-on déduire que la fructification de *Boletus edulis* est conditionnée par un printemps humide pendant lequel le mycélium végète et accumule ses réserves, un été chaud et sec qui en le stoppant détermine la formation des primordiums, et un automne humide qui permet leur éclosion. Au contraire, les années constamment humides ne voient qu'une fructification clairsemée ou nulle.

Boletus aereus. — Son aire est de beaucoup plus restreinte et plus méridionale, et nous ne l'avons jamais vu sous les conifères. Dans la France septentrionale, son apparition est concomitante à celle de *Boletus edulis*, mais plus rare. Ses exigences de température sont celles d'*Amanita caesarea*, l'un annonçant l'autre, c'est-à-dire qu'il faut au moins trois semaines de grandes chaleurs pour qu'il se montre. Alors que *Boletus edulis* se plaît dans les grandes fûtaies, *aereus* ne dédaigne pas les broussailles, les taillis clairs et surtout la crête des collines, comme s'il avait besoin de plus d'air et d'une insolation supérieure.

Boletus reticulatus. — C'est le plus particulier dans ses exigences, et les années où il apparaît en masse sont celles où on ne trouve pas ses trois frères. C'est une espèce printanière, ou plus exactement qui apparaît dans les années favorables du printemps, souvent en avril, jusqu'à l'arrière automne. Quand il abonde, il est plus abondant que tous les autres et forme parfois des tapis proprement stupéfiants. Nous avons remarqué que sa fructification suivait toujours les années chaudes pendant lesquelles on ne le voit pas. De plus, dans ses années de fructification, contrairement aux autres espèces, il apparaît pendant les périodes sèches et disparaît quand il pleut. De là vient que ses apparitions sont toujours paradoxales et d'apparence inexplicable.

Ses arbres favoris sont le Chêne et surtout le Hêtre, et il paraît plus calcifuge que les autres. Il ne craint même pas les terres de bruyère les plus acides. Quant à sa répartition géographique, nous n'avons aucun renseignement sur elle et n'en avons pu trouver nulle part. Elle doit se superposer à peu près à celle de *Boletus edulis*, encore qu'il ne le suive pas aussi haut dans les montagnes.

Boletus pinicola. — Plus rare que les autres et souvent

méconnu parce que confondu avec aereus, ses exigences sont assez semblables à celles d'*edulis*. Il s'accommode des feuillus et des conifères avec une préférence pour les Pins, les Chênes et les Charmes. Toutefois il supporte de plus basses températures et en 1952, il a été seul à fructifier avec abondance sous les pluies glacées de l'automne.

Un fait curieux à constater, c'est que les forêts qui présentent une grande production d'une de ces quatre espèces les possèdent régulièrement les quatre, qu'il se produit une alternance entre *edulis* et *reticulatus*, et que les deux autres espèces, plus intermittentes, ne se manifestent guère avec une telle générosité. En tous cas, on peut affirmer que dans une forêt à cèpes, les quatre mycéliums doivent se trouver partout comme on le voit par le fait que le même arbre peut les abriter alternativement ou simultanément.

Malgré le nombre de nos observations à ce sujet, nous croyons qu'il en faudrait encore des milliers du même ordre et un véritable travail d'équipe dans des régions très différentes pour tirer au clair le problème.

***

Les Bolets des lisières. — Il est remarquable que la station caractéristique d'un certain nombre de Bolets soit constituée par les lisières des forêts. Quoiqu'on puisse les trouver tous le cas échéant sous le couvert des bois, on peut dire que 90 % de leurs carpophores se trouvent dans l'herbe tout près des arbres. Et si on en considère la liste, on y voit : *Boletus satanas, vitellinus, purpureus, luridus, Queletii* et ses variétés, *leucophaeus, duriusculus, floccopus*, et subsidiairement *aereus* et *edulis*. On ne peut s'empêcher de voir qu'il s'agit là, à part les *Trachypus*, d'espèces particulièrement charnues, et qu'elles sont beaucoup plus charnues quand elles poussent dans l'herbe qu'à l'intérieur de la forêt. Il est difficile d'en tirer des conclusions certaines, car on peut imaginer que ce sont des espèces demandant une forte insolation, ou que l'humus fourni par l'herbe leur est favorable, ou encore — ce qui n'est pas exclu — que leur mycorhizisme est double, et que les racines de l'herbe qui ne suffiraient pas à les nourrir peuvent y contribuer conjointement avec les racines des arbres.

Peut-être encore et plus justement peut-on les comparer aux Bolets monstrueux des savanes africaines, dont la taille

contraste si curieusement avec les Champignons en général modestes de la forêt équatoriale. Cette explication doit être la vraie, car dans nos prairies comme dans les savanes, la sécheresse est beaucoup plus sévère que dans les sous-bois, et elle doit leur être nécessaire, car justement les forêts où se trouvent *Boletus Satanas* ou *vitellinus* sont les plus arides et les plus caillouteuses, au point que l'explosion de tels carpophores entre les pierres paraît incompréhensible.

Les Trachypus. — KUHNER considère que le sous-genre *Trachypus* (= *Krombholtziella*) est le plus évolué parmi les Bolets, à cause de son pied détachable, de la complexité de ses ornements et de son énorme surface hyméniale par rapport à l'ensemble des carpophores. On pourrait dire que la productivité des spores y est poussée au plus haut degré. Or l'écologie des *Trachypus* pourrait confirmer cette théorie phylogénique. En effet, de même que les Bolets les plus primitifs sont ceux des conifères, eux-mêmes arbres très archaïques, de même les *Trachypus* — exception fait de scaber — sont liés aux Salicacées et aux Bouleaux, arbres plus évolués et plus récents. *Aurantiacus* est spécifique du Bouleau, *floccopus* du Tremble, *duriusculus* du Tremble et du Saule marsault, *holopus* du Bouleau en terrain acide, *rufescens* des uns et des autres. Seul *scaber* est propre aux feuillus ordinaires, avec une préférence, d'après les auteurs (mais nous ne l'avons pas constatée) pour le Charme, ainsi que *tessellatus*. Le cas de *leucophaeus* est intéressant à considérer surtout dans la bétulaie des tourbières jurassiques où il croît par milliers d'exemplaires nains, ne dépassant guère 3 cm. de diamètre ou de hauteur. On y verrait la preuve que si l'arbre est nécessaire à la nutrition du champignon, il ne joue cependant que la moitié du rôle, car le nanisme de ces Bolets ne peut guère être expliqué que par l'extrême pauvreté de la tourbe qui condamne tous ses hôtes à un véritable état de misère physiologique, par défaut surtout du minimum vital en sels minéraux.

Remarquons encore à ce propos que les *Trachypus* sont les moins calcifuges de tous les Bolets, à part *holopus*, ce qui confirmerait encore l'hypothèse de KUHNER.

Strobilomyces strobilacea

Ce mystérieux champignon semble fort éloigné des Bolets proprement dits par ses spores étranges et par son anatomie.

Il l'est encore plus par un autre caractère : nous croyons pouvoir affirmer qu'il est saprophyte ou plus exactement tericole. En effet, comme cette espèce est commune dans notre région, un de nos Maîtres nous avait demandé de lui en procurer des primordiums. (Ce à quoi d'ailleurs nous n'avons pas réussi). Mais dans cette recherche, nous avons fouillé la base de plusieurs centaines d'exemplaires, et nous avons constaté avec étonnement : 1° que c'était presque toujours un champignon de taupinières; et 2° que son mycélium parfaitement visible et facile à suivre dans la terre molle de ces monticules s'y distribuait sans toucher de racines. Nous n'oserions affirmer pour autant qu'il ne soit jamais mycorhizique, car il a le « style » mycorhizique, mais nous hasardons cette hypothèse : que le mycélium, normalement mycorhizique, fructifie plus aisément quand il est détaché de son support par l'affouillement d'une taupe et qu'il est ainsi condamné au saprophytisme. Ajoutons que ces mycéliums sont monocarpiques, car nous n'avons jamais observé de fructifications deux fois à la même place, et qu'il nous a été rigoureusement impossible de découvrir le moindre primordium au pied des individus adultes, comme c'est pourtant généralement le cas avec la grande majorité des champignons (1).

Les Paxilles

Il est difficile d'examiner le cas des Bolets sans toucher à celui des Paxilles, qui est nettement différent. En effet, *Paxillus atrotomentosus* et *panuoides* sont saprophytes des souches de conifères, tandis que le *Paxillus involutus*, le plus bolétoïde des trois est tantôt saprophyte, tantôt mycorhizique. Nous l'avons trouvé saprophyte sur des débris sans végétation, sur le terreau des sapinières, sur la tranche d'exploitation des tourbières, voire même sur la tourbe exploitée. Il est mycorhizique spécialement avec les Trembles et les Peupliers, et il est alors reconnaissable aux énormes proportions qu'il peut prendre, surtout en terrain acide. On a du mal de croire au premier abord qu'il s'agit de la même espèce quand on

(1) Le Professeur R. Heim nous a partiellement confirmé dans cette hypothèse en nous assurant que tous les Strobilomyces exotiques sont absolument saprophytes et en grande majorité lignicoles, le bois mort tenant lieu dans les forêts tropicales de l'humus des nôtres. Cette particularité si remarquable inciterait à faire un genre indépendant des Strobilomyces, tant elle les rend aberrants parmi les Bolets véritables.

voit les exemplaires exigüs de la tourbière et les majestueux carpophores qui s'étalent au bord des peupleraies. On constate à ce propos la même différence qu'entre les exemplaires mycorhiziques ou non de Clitopilus prunulus. C'est le moment aussi de remarquer le gros module en général des Champignons mycorhiziques des Trembles et des Peupliers, lié peut-être aux stations humides qu'affectionnent ces deux essences, à l'intense circulation de leur sève et à la vigueur de leur croissance.

Les Gomphides

Ces semblants d'Hygrophores qui sont peut-être de vrais Bolets sont spécialisés comme les *Ixocomus* aux Conifères et montrent une écologie semblable. *Gomphidius viscidus* en particulier semble vivre en association étroite avec *Boletus granulatus*, prenant naissance au même endroit de la même racine du même Pin servant de support. De là l'hypothèse déjà formulée que ces deux espèces pourraient être deux fructifications différentes d'un mycélium identique, hypothèse qui paraît quand même exorbitante.

Les Chanterelles

Quoique beaucoup d'espèces soient trop rares pour que nous ayons pu les observer suffisamment, nous pensons que la plupart sont mycorhiziques, par exemple *tubaeformis*, *lutescens*, *cinereus*, *Friesii* et *cibarius*. *Tubaeformis* est à notre avis une espèce collective qui aurait sans doute été étudiée de plus près si elle était moins commune. Elle présente en tous cas des formes fixes et parfaitement différenciées selon ses stations, ou plutôt selon ses arbres. Celles des Epicéas ne sont pas celles des Abies, celles des Chênes diffèrent de celles des Hêtres tant par la forme que le coloris. Les lamelles ne nous paraissent pas pouvoir varier du gris sombre au jaune vif sans engager l'identité de l'espèce.

Il en est de même pour *cibarius*. Le type de l'espèce très ubiquiste présente au moins quatre formes : celles du Chêne, de taille moyenne, très colorée et très précoce, celle du Charme, grêle, et souvent cespiteuse, un peu plus tardive, celle du Hêtre, plus grande et plus pâle, qui suit de trois semaines celle du Chêne, et celle des sapins, beaucoup plus tardive, à peine colorée, très trapue et charnue et de saveur différente. Ce champignon se laissant assez bien cultiver en

laboratoire, il serait peut-être possible de déterminer la valeur spécifique de ces formes avec quelque rigueur.

Mais il y a plus intéressant. Les Flores classiques donnent à *C. cibarius* deux variétés que nous considérons comme des espèces : *amethystinus* et *neglectus*. La première est bien connue avec le duvet lilacin qui orne son chapeau et ses lamelles pâles, et très épaisses. Contrairement au type, elle est saprophyte. Il suffit d'herboriser dans les Vosges pour en avoir la preuve. Elle y est fort commune, et son substratum le plus ordinaire est formé par les écorces pourries qui encombrent les rigoles le long desquelles on a traîné les troncs d'arbres. Elles y croissent souvent par milliers d'exemplaires, et presque partout ailleurs, c'est un champignon des sentiers, où il se nourrit des débris ligneux écrasés par les charrois. D'où sa plus grande fréquence deux ou trois ans après les coupes.

Quant à *neglectus*, saprophyte aussi, nous entendons sous ce nom une Chanterelle minuscule, de 1 à 2 cm. tout au plus, entièrement jaune d'œuf, dont la station type est la crête des ornières dans les vieux chemins des terrains acides. Il se peut que ce soit simplement une forme non mycorhizique de *cibarius*, atteinte de ce fait de la dépaupération, que nous avons déjà signalée chez les espèces analogues (1).

Les Clavaires

On a rassemblé sous le genre *Clavaria* une grande quantité d'espèces qui n'ont en commun que leur simplicité d'organisation dont le principe est une simple massue recouverte d'hyménium et dont les seules variations sont la ramification plus ou moins complexe ou la croissance cespiteuse. Malgré cette variété, le genre conserve une unité évidente car on trouve toutes les transitions désirables entre les formes les

(1) Convaincu pendant longtemps qu'il s'agissait simplement d'une petite forme de *cibarius*, nous n'avions jamais examiné les spores de ce Champignon. Un examen récent nous les a révélées d'une taille si énorme et d'une ornementation si singulière qu'il faut le considérer comme une bonne espèce que nous comptons publier prochainement avec notre ami F. Margaine qui en a réalisé une excellente figure. Il y a sans doute beaucoup d'espèces qui n'ont pas été reconnues à cause de l'idée préconçue qu'on se fait d'elles. Mais alors que dans les genres difficiles comme *Russula* ou *Rhodophyllus* l'examen microscopique est de rigueur pour la moindre détermination, il ne semble pas assez nécessaire pour les espèces et les genres dont la réputation de facilité est trop bien établie.

plus ingénues et les plus évoluées. Mais au point de vue écologique, sa diversité est extrême. Certaines espèces, comme *juncea*, sont foliicoles au même titre que *Mycena mucor*, d'autres comme *canaliculata* ou *argillacea* ne croissent que sur la terre nue, d'autres comme *abietina* ou *dendroidea* sont saprophytes du terreau de sapin, d'autres enfin comme *flava*, *botrytis*, *formosa*, *versatilis*, sont mycorhiziques. Ici encore se vérifie ce principe que les espèces mycorhiziques sont les plus développées, et que les saprophytes sont des espèces ténues. Ce phénomène est facile à vérifier avec *Clavaria cinerea* qui peut être l'un ou l'autre. Elle est minuscule quand elle est saprophyte, ce qui est là le cas le plus commun, et devient au contraire haute et charnue quand elle est mycorhizique.

Cas particuliers : *Clavaria formosa*. — Cette belle Clavaire, de l'exacte couleur jaune-rosé que les dames appellent « champagne », est une spécifique du Hêtre. Une telle exclusivité est rare chez les Clavaires généralement plus élastiques, mais il est curieux que le Hêtre puisse les héberger presque toutes. Celle-ci croît autour des arbres adultes en cercles extrêmement fournis, au point que parfois les exemplaires se touchent tous et s'écrasent sans solution de continuité. En creusant à leur pied, il est particulièrement facile de déceler de beaux cordons rhizomorphiques reliés souvent de loin aux racines sousjacentes. C'est la plus féconde des Clavaires et la seule qui fructifie avec régularité, sauf sécheresse excessive, en fin juillet et en septembre. Sa liaison intime avec le Hêtre serait prouvée sans autre argument par sa saveur et son odeur : elles sont exactement celles de la sciure du bois de cet arbre. Il est rare dans l'Est qu'elle ne soit pas accompagnée par *Cortinarius largus*, sans que la réciprocité soit vraie.

Clavaria flava. — Sous les sapins et les feuillus, mais il s'agit sans doute de deux « races » différentes. En effet, dans la plaine nous ne l'avons jamais observée sous les conifères mais seulement sous Hêtre et Chêne, alors que dans la montagne elle est plus commune sous les Abies. C'est sous les Abies qu'elle présente régulièrement sur le pied ces taches rouges que les mycologues de la plaine n'ont jamais eu le loisir d'observer. Elle y est aussi de contexture plus lâche et plus grosse. Sans doute rien de ce qu'il faut pour faire même une variété, mais la différence existe.

Clavaria versatilis. — Nous entendons sous ce nom un

splendide et gros *Ramaria* du plus beau bleu lilacin dans la jeunesse, bientôt coloré de brun sale par la masse des spores. C'est un champignon rare. Ayant l'occasion de l'observer depuis plusieurs années dans trois stations différentes, il nous a permis quelques remarques. Cette Clavaire croît toujours au pied même, entre les racines maîtresses des vieux Hêtres. Malgré ce qu'on pourrait croire, cet endroit est très riche en radicelles qui se déploient à leur aise dans l'humus noir régulièrement accumulé dans cette microstation. Cette Clavaire étant pourvue de très volumineux et solides rhizomorphes, c'est un jeu de les suivre dans le sol et de les voir gaîner de blanc les racines qu'ils approchent. De plus, d'après notre expérience, elle se trouve dans les endroits de particulière fertilité fongique. Dans les trois cas à nous connus, elle croît à côté de *Clavaria botrytis*, de *Cortinarius caerulescens*, d'*Hygrophorus poetarum*, de *Cantharellus cibarius*, de Bolets et de Russules divers, et dans des endroits où la densité du matériel ligneux semble être à la limite du possible. Nous la considérons donc comme un test de l'optimum forestier. Nous ne lui avons pas vu former de cercles, et son mycélium paraît immobile, les fructifications se produisant toujours exactement au même endroit. L'une de nos stations a été détruite par l'abattage de l'arbre qui la supportait. D'autres Hêtres se développant aux environs immédiats, nous surveillons sa réapparition avec confiance.

Hydnes, Sarcodons et Calodons

Nous terminerons cette revue succincte des genres mycorhiziques par les genres *Hydnum*, *Sarcodon* et *Calodon*, dont les mœurs sont très semblables. A part *Hydnum repandum* qui est largement ubiquiste, les autres sont des genres archaïques, liés en général aux conifères et beaucoup plus nombreux en terrain acide. Ils sont à notre connaissance tous mycorhiziques, à part *Calodon nigrum* et les espèces à lui apparentes, qui se développent en larges cercles saprophytes dans les feuilles mortes et les débris ligneux. La seule espèce de Calodon mycorhizique sur laquelle nous ayons pu faire des observations continues est :

Calodon velutinum. — C'est un mycorhizique du Chêne en terrain siliceux, à fructification très intermittente. Il n'apparaît vraiment que par les années chaudes et humides et dans le Jura, nous ne l'observons que sur les sols dits : terres à

chailles. Il s'agit de nappes alluviales siliceuses qui couronnent un grand nombre de collines calcaires tout le long de la vallée du Doubs, et dont l'origine est encore controversée. Ce sont des terrains très pauvres où on trouve couramment le Myrtillier, la Digitale pourpre, parfois le Genêt à balai, et toujours *Calluna vulgaris*. Le Chêne en est l'arbre caractéristique, et il y est d'autant plus misérable que l'épaisseur de la nappe est plus grande. Souvent il y demeure à l'état de pauvre buisson, alternant avec des Bouleaux et parfois de beaux Hêtres dont l'enracinement puissant est sans doute capable de retrouver le sol sous-jacent. C'est le terrain d'élection de cette espèce subéreuse qui prend naissance sur les racines même à une profondeur qui peut être considérable. A notre grande surprise, nous ne l'avons jamais rencontrée dans les Vosges où les sols de ce genre, couverts des mêmes arbres, abondent. Bourdot la signale de l'Allier sous couvert de châtaigniers, ce qui n'est pas étonnant, vu la parenté des deux arbres et le caractère éminemment calcifuge du Châtaignier.

Pour observer utilement les autres espèces, presque toutes fort rares, il faudrait habiter la montagne dans quelques lieux privilégiés, et ce sont des contingences dont on n'est pas le maître.

Addendum

Ayant presque terminé ce travail, il nous est venu à l'esprit une remarque que nous croyons intéressante : les Champignons mycorhiziques sont à peu près exclusivement liés aux arbres dits sociaux, c'est-à-dire à ceux qui sont capables de former par eux-mêmes des peuplements complets et sans mélange. Citons pour l'Europe occidentale Abies pectinata, Picea excelsa, Pinus divers, Larix europaea, Quercus divers, Fagus sylvatica, Carpinus betula, Populus tremula, Alnus glutinosa, et la liste sera à peu près complète. Au contraire, les arbres qui croissent normalement en mélange et isolés dans les autres forêts, tels que Tilia divers, Fraxinus excelsior, Acer divers, Taxus baccata, et à plus forte raison les feuillus exotiques comme les Aesculus et les Platanus sont à peu près dépourvus de Champignons mycorhiziques. Les Ulmus semblent nourrir tout au plus des Morilles et des Entolomes printaniers, les Fraxinus des Morilles, et les Tilia des Inocybes (Heim). Cette constatation serait peut-être de première importance pour expliquer le caractère conquérant

des espèces d'arbres dites sociales qui grâce à leurs Champignons créent à mesure de leur extension le milieu nutritif dont elles ont besoin et possèdent grâce à eux une manière d'organe extérieur d'assimilation tandis que les autres arbres profitent du voisinage de ceux qui leur préparent les voies. Il est remarquable aussi que les arbres qui sont dépourvus de Champignons supérieurs sont en revanche les plus riches en mycorhizes internes. Mais nous ne pouvons ici qu'indiquer les données les plus grossières d'une question que nous nous proposons de suivre et d'approfondir par la suite. Nous croyons que cette étude fournirait en particulier aux forestiers d'exceptionnels moyens d'explication de certains phénomènes obscurs jusqu'à présent.

VI. — LES CHAMPIGNONS ET LES ARBRES

Les rapports entre les champignons et les arbres sont si évidents qu'il est inutile d'y insister. Saprophytes se nourrissant de leurs débris, mycorhiziques vivant avec eux selon un mode qu'on a appelé symbiose d'une façon peut-être aventurée, parasites qui les détruisent, la cause semble entendue. Pourtant le problème des Champignons mycorhiziques n'a pas encore été considéré dans toute son ampleur et son étude plus poussée permet des conclusions que nous croyons sûres et importantes.

L'idée de la théorie que nous allons exposer nous est venue d'une curieuse manière. Nous avions remarqué en nous en étonnant la présence dans la hêtraie où nous herborisons le plus souvent de plusieurs « places à champignons » où la densité des espèces était extraordinaire. Nous avons pendant plusieurs années établi le relevé de toutes ces espèces pour trois stations particulièrement remarquables et avons publié ce résultat dans le Bulletin des Naturalistes d'Oyonnax 1951, mais comme une simple statistique et sans qu'il nous vînt à l'esprit d'en tirer des conséquences. Nous nous posions au contraire la question de savoir pourquoi ces stations apparemment faites du même sol et supportant les mêmes arbres que le reste de la forêt étaient d'une richesse si extraordinaire.

Nous reproduisons ici la partie essentielle de ce document :

I. Station dite « de la Vie aux Vaches ». — C'est une surface de 14 ares à peu près, exposée au midi dans un creux de terrain situé à 375 m. d'altitude, limitée en haut par des pierrailles, de chaque côté par des tranchées de coupe, et en bas par un chemin. Il y a un siècle c'était un pâturage (de là son nom) qui a été abandonné et regagné par la forêt. L'essence qui domine est le hêtre en futaie vigoureuse. Deux ou trois chênes, deux bouleaux, quelques buissons de charme, un tilleul et quelques trembles malingres. Le sol est presque nu, sauf quelques faibles ronces, des *Rosa repens* et une station remarquable de *Neottia nidus-avis*. Au printemps des Anémones et *Ornithogalum pyrenaicum*. En somme un échantillonnage assez complet de notre flore arbustive et une strate herbacée faible, qui ne reprend vigueur qu'à la faveur des coupes.

Le sol est argileux et frais, mais le calcaire bathonien du sous-sol n'est pas loin comme le prouvent les cailloux qui jalonnent les tranchées. Remarquons qu'il serait facile de trouver des centaines de stations du même ordre dans la même forêt, mais que celle-ci seule témoigne d'une fertilité fongique bien au-dessus de la moyenne.

Voici la liste de ce qu'on y trouve :

Avril-mai

Collybia grammocephala.

Juin-juillet

Russula alutacea (1).
Russula alutacea var. olivascens.
Cantharellus cibarius.
Amanita vaginata.
— — *var. alba.*
— — *luteo-umbrina.*
— — *inaurata.*
Boletus reticulatus.
— *appendiculatus var. pallescens.*
— *calopus.*

Juillet-août-septembre

Amanita phalloides.
— *verna.*
— *pantherina.*
— *spissa.*
— *rubescens.*
— *solitaria.*
— *junquillea.*
Tricholoma inamoenum.
— *sejunctum.*
— *saponaceum.*
— *cartilagineum.*
— *aggregatum.*
— *virgatum.*
Clitocybe infundibuliformis.
— *catina.*
— *viridis.*
Hygrophorus eburneus.
Cantharellus cinereus.
— *amethystinus.*
— *tubaeformis.*
Lactarius vellereus.
— *piperatus.*
— *mitissimus.*
— *pallidus.*
— *lactifluus.*
— *resimus.*
— *blennius.*
Russula delica.
— *adusta.*
— *densifolia.*
— *aurata.*
— *xerampelina.*
— *lepida.*
— *fragilis.*
— *solaris.*
— *foetens.*
— *virescens.*
— *cyanoxantha.*
— *aeruginea.*
Entoloma nidorosum.

(1) Sensu Konrad et Maublanc.

— *rhodopolium.*
Clitopilus prunulus.
Pholiota radicosa.
— *adiposa.*
— *mutabilis.*
Cortinarius largus.
— *stillatitius.*
— *calochrous.*
— *raphanoides.*
— *paleaceus.*
Inocybe ssp.
Hebeloma crustuliniforme.
Agaricus silvicola.
Boletus strobilaceus.
— *aereus.*
— *edulis.*
— *scaber.*
— *rufescens.*
— *Dupainii.*
— *chrysenteron.*
Hydnum repandum.
— *rufescens.*
Clavaria rugosa.
— *cristata.*
— *botrytis.*
— *flava.*
— *formosa.*
— *pallida.*
— *stricta.*
— *inaequalis.*
— *pistillaris.*
— *juncea.*
— *argillacea.*
Craterellus cornucopioides.
— *sinuosus.*
Lycoperdon echinatum.

Soit 87 espèces sur une surface très réduite. Encore n'ai-je pas compté les représentants des Mycènes Marasmes et autres petits genres qui sont ubiquistes et sans signification. De même j'ai omis des Russules dont la détermination n'était pas sûre. Ainsi pour les Inocybes.

Mais tout incomplète qu'elle est cette liste permet quelques constatations : 1° les genres les mieux représentés sont les Amanites, les Bolets, les Lactaires, les Russules et les Aphyllophorales (*Hydnum, Cantharellus, Craterellus, Clavaria*); — 2° Il ne se trouve pas d'espèces d'une grande rareté; — 3° Certaines espèces s'y montrent en grande abondance, en particulier *Clitopilus prunulus, Russula alutacea, Craterellus cornucopioides*. Toutes les espèces ne s'y montrent pas tous les ans et certaines années on ne voit pas un Bolet, d'autres pas une Clavaire. Mais depuis 17 ans que j'explore cette station, toutes les espèces signalées ont été vues et revues, ce qui prouve leur pérennité.

II. Station du lieudit « En Aiguillon ». — Terrain d'une dizaine d'ares, horizontal, humide, argilo-pierreux, bordé d'un côté par « la côte », d'un autre par un terrain marécageux, d'un autre par une fûtaie de chênes, et de l'autre par des broussailles impénétrables. Le hêtre est l'essence dominante, mais c'est un bois mal aménagé qui permet la croissance de beaucoup d'autres essences. Outre les chênes, il s'y

trouve des trembles, des épines blanches et noires, des *Rubus fruticosus*, des pins sylvestres, des poiriers sauvages, des nerpruns, des genévriers et des chèvrefeuilles qui en rendent l'accès peu confortable. Or la flore fongique y est presque identique à celle de la station précédente avec en plus quelques raretés : *Clavaria versatilis, Amanita abietum, Hygrophorus poetarum, Boletus leoninus. Clitopilus prunulus* y surabonde et y atteint des proportions si extraordinaires qu'on le confond avec *Russula delica*. D'autre part *Clavaria versatilis, botrytis, pallida, flava* et *formosa* y croissent pêle-mêle sur une surface de quelques mètres carrés. La présence des pins y provoque la naissance des Bolets qui leur sont attachés et sous les chênes croissent ensemble, comme toujours, *Hygrophorus russula* et *penarius*.

III. Station du lieudit « en Barbenot ». Parcelle de 15 ares, bordée par un pré, un chemin creux, un rocher à pic et une tranchée. Peuplement de chêne et charme, avec pins et sapins en bordure. Terrain humique et caillouteux. Strate herbacée insignifiante. Sol manifestement plus sec que dans les deux stations précédentes. Voici ce qu'on y trouve :

Amanita caesarea.
— *coccola.*
— *phalloides.*
— *verna.*
— *Eliae.*
— *inaurata.*
— *vaginata.*
— *ampla.*
— *pantherina.*
— *rubescens.*
— *valida.*
— *junquillea.*
— *muscaria.*
Lepiota gracilenta.
— *meleagris.*
— *cristata.*
— *seminuda.*
Tricholoma bufonium.
— *sejunctum.*
— *squarrulosum.*
— *terreum.*
— *argyraceum.*
— *cartilagineum.*
Clitocybe nebularis.
— *infundibuliformis.*
— *viridis.*
— *clavipes.*
Hygrophorus leucophaeus.
— *arbustivus.*
Cantharellus cinereus.
— *cibarius.*
— *tubaeformis var. ramosus Br.*
Lactarius vellereus.
— *piperatus.*
— *zonarius.*
— *torminosus.*
— *rufus.*
— *lactifluus.*
— *serifluus.*
— *subdulcis.*
— *viridis.*
Russula adusta.
— *densifolia.*

— *chamaeleontina.*
— *aurata.*
— *amoena.*
— *xerampelina.*
— *integra.*
— *lepida.*
— *rubra.*
— *mollis.*
— *ochracea.*
— *foetens.*
— *virescens.*
— *aeruginea.*
— *cyanoxantha.*
Entoloma lividum.
Clitopilus prunulus.
Cortinarius largus.
— *bivelus.*
Inocybe ssp.
Hypholoma scobinaceum.
Boletus edulis.
— *pinicola.*
— *reticulatus.*
— *scaber.*
— *leucophaeus.*
— *tessellatus.*
— *Satanas.*
— *luridus.*
— *Queletii.*
— *appendiculatus var. pallescens.*
Hydnum repandum.
— *rufescens.*
Sarcodon pseudo-imbricatum (n. s.).
Clavaria formosa.
— *cinerea.*
— *botrytis.*
— *corniculata.*
— *fusiformis.*
Polyporus umbellatus.
Helvella sulcata.

A comparer cette piste avec les autres, on s'aperçoit que malgré la différence des arbres et du terrain, ce sont toujours les genres *Amanita, Lactarius, Russula* et les Aphyllophorales qui sont les mieux représentés, tandis que d'autres genres (*Rhodophyllus, Coprinus, Stropharia*) ne le sont pas du tout. Dans les trois cas, les Champignons les plus abondants sont *Clitopilus prunulus* et *Craterellus cornucopioides* ou *Cantharellus cibarius*. Dans ces trois stations, quand la poussée se fait d'une façon massive, le spectacle est d'autant plus stupéfiant que quelques mètres plus loin, la fréquence des espèces est absolument moyenne. Mais là, comme le disait M. Josserand, on marche sur le champignon.

Un deuxième fait commença d'orienter nos réflexions. Au milieu d'une de ces stations croissait un très beau sauvageon de Poirier. L'ayant arraché en automne pour le greffer dans un verger au printemps, nous avons constaté que ses racines étaient entièrement recouvertes d'une couche épaisse de mycéliums, de même que toutes les racines innombrables que nous rencotrions en creussant la fosse nécessaire, et non seulement les racines, mais toutes les pierres étaient enveloppées, au point qu'au premier abord, nous avons cru à un « pour-

ridié » quelconque. Cependant les racines étaient parfaitement saines sous cette couche blanche et ne présentaient aucune lésion. Le tronc lui-même de notre sauvageon était d'une exceptionnelle vigueur, vert et brillant, et excluait toute idée de maladie. Il fallait donc conclure que ces masses de mycéliums appartenaient en mélange à toutes les espèces qu'on voyait fructifier à tour de rôle au cours de la saison.

Un autre fait nous intrigua encore. Ayant dû consulter la matrice cadastrale de la commune, nous avons appris que ces trois stations, au début du siècle dernier étaient portées comme terrains en nature de prés, puis en 1820 comme friches. Il s'agissait donc de forêts relativement récentes, et non de la vieille forêt naturelle.

Et un quatrième fait nous a ouvert les yeux. Si deux de ces stations sont situées sur le terrain communal et soumises au régime forestier ordinaire, la troisième appartient à un particulier qui l'a coupée voici deux ans et qui sur une surface de trois ares a abattu 102 stères de quartier de hêtre, le propriétaire ayant réduit toutes les billes en bois de chauffage. Cette quantité de bois suppose sur le sol un matériel ligneux qui est un record. Une comparaison avec les deux autres stations a révélé une densité à peu près analogue et du double supérieure au reste de la forêt. Voilà donc trois cas où la densité mycorhizique est corrélative à la densité des arbres.

Une autre constatation en apparence très différente nous a conduit sur la même voie. Pour boiser leurs friches, beaucoup de particuliers de la plaine les ont plantées en épicéas depuis tantôt un siècle, si bien qu'il est possible de contrôler le comportement de ces arbres. Leur station d'origine dans le Jura, se situe au-dessus de 700 mètres avec un optimum vers 900, où ces arbres donnent fréquemment des individus énormes et de croissance, semble-t-il, indéfinie. Dans la plaine, au contraire, ils demeurent maigres et efflanqués, leur diamètre dépasse rarement 35 cm. et ils cessent à peu près de s'accroître après 70 ans. Les forestiers attribuent ce fait à la différence de climat et à l'insuffisance d'humidité atmosphérique et de précipitations de la plaine. Nous ne le croyons pas, car les épicéas ne réussissent pas mieux dans la plaine dans les terrains frais et profonds que dans les terrains secs. La raison semble ailleurs.

Dans leur aire d'origine, les Abies (incultivables en plaine) et les Epicéas sont accompagnés d'un cortège considérable de Champignons mycorhiziques, Hygrophores, Lactaires, Russu-

les et surtout Cortinaires, quel que soit l'âge de la plantation. En plaine, on assiste à un processus très différent. Tant que la plantation est jeune, les mycorhiziques y sont abondants, quoique loin encore de la variété d'espèces de la montagne, et se maintiennent aussi longtemps que les arbres sont en pleine vigueur et font des pousses longues. Dès qu'ils se stabilisent, les mycorhiziques disparaissent et font place aux saprophytes.

A l'inverse, la haute hêtraie de la montagne, déjà rabougrie et où les arbres n'arrivent jamais à l'optimum de leur développement est infiniment plus pauvre en mycorhiziques que celle de la plaine. D'où cette première constatation que les arbres ne trouvent leur condition parfaite, en dehors des questions de terrain et de climat, que là où leurs champignons mycorhiziques trouvent aussi les leurs. Si dans la plaine les épicéas réussissent si mal, c'est qu'à peine un dixième des espèces qui les accompagnent dans la montagne consentent à descendre avec eux. Si les Hêtres sont si maigres en montagne, c'est que les champignons de la plaine n'y montent pas.

Voici un argument complémentaire. Les Pins ne sont pas spontanés dans le Jura français (à part le Pin des tourbières) mais où que ce soit qu'on les plante, ils donnent à égalité de race et d'espèce les mêmes résultats. C'est que leurs mycorhiziques les suivent à toutes les altitudes, et on trouve les mêmes champignons sous les Pins des Landes que sous ceux des Alpes à 1.500 mètres. Ils jouissent d'un cortège adaptable et grâce à lui s'adaptent partout. Ce cortège est d'ailleurs beaucoup plus restreint que celui des épicéas.

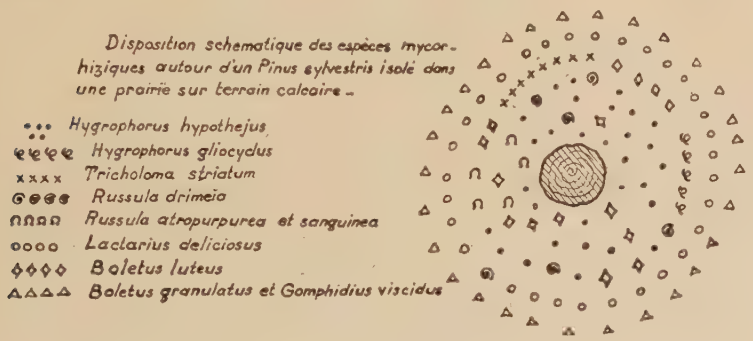


Fig. 11.

Mais si on considère ce que sont en montagne les commensaux naturels des épicéas, il n'est pas difficile de désigner comme caractéristiques et spécifiques : *Hygrophorus marzuo-*

lus, pudorinus, camarophyllus, Cortinarius varius, variicolor, orichalceus, fulmineus (pour les plus communs), divers *Sarcodons* et *Calodons, Polyporus ovinus, cristatus, leucomelas* pour ne citer que les espèces les plus voyantes, et aucune de ces espèces ne descend dans la plaine sauf de très rares accidents. En fait, ce sont des centaines d'espèces condamnées à l'altitude pour des raisons qui nous échappent, et que celles de la plaine ne peuvent pas relayer suffisamment sous un habitat aussi particulier que les conifères.

La même démonstration peut être faite avec encore plus d'évidence pour la plupart des conifères exotiques. Les tentatives d'acclimatation dont ils ont été l'objet se sont en majorité soldées par des échecs, très probablement parce que leurs Champignons mycorhiziques sont absents de chez nous. Le Pseudo-Tsuga de Douglas fait exception à la règle parce qu'il a eu la chance d'être adopté par nos champignons indigènes comme on peut s'en rendre compte par son accompagnement identique à peu de chose près à celui de nos épicéas.

Pour en revenir à nos trois stations remarquables, le fait de leur relative jeunesse appelle le commentaire. Anciennes prairies tombées en friches il y a 150 ans, elles ont certainement passé par l'évolution habituelle du reboisement naturel dans notre région : épine noire qui sert de premier abri aux merisiers, aux trembles, aux chênes, prédominance des chênes, puis germination des hêtres qui étouffent tout le reste et demeurent maîtres du terrain, la hêtraie étant le climax obligé des sols profonds dans notre région. L'abondance des Champignons dans ces stations est peut-être aussi le produit des diverses essences qui s'y sont succédé et de la nouveauté du terrain. Si ailleurs, dans la vieille forêt naturelle, la densité spécifique est moins forte, c'est que l'évolution est à son terme depuis longtemps et que le stock d'espèces n'ayant plus l'occasion de se renouveler arrive à grand peine à se maintenir tel quel. On le voit bien par le fait qu'une coupe est seule capable de changer la flore en faisant disparaître certaines espèces et en en amenant d'autres qui accompagneront les nouveaux arbres dans leur croissance.

C'est pourquoi les études qui ont été tentées jusqu'à présent sur la phytosociologie forestière nous semblent manquer d'une base solide. Les forestiers se contentent, outre les arbres, de contrôler la végétation herbacée, et les mycologues ont essayé en vain, ou à peu près, d'établir les associations fongi-

ques de tel ou tel milieu. Le problème est infiniment plus complexe. Supposons par exemple que 200 espèces de Champignons soient liées au Hêtre. Il est évident qu'un seul arbre ne peut les héberger toutes, et dans les meilleurs cas une soixantaine tout au plus. Mais d'un arbre à l'autre on trouve des différences considérables. Alors que le cortège des plantes herbacées est toujours attendu, celui des champignons est fait de surprises. C'est que si des Champignons sont nécessaires au Hêtre, un grand nombre d'espèces peuvent se relayer les unes les autres selon l'âge de l'arbre, sa situation, son terrain. Leur rôle, ou si l'on préfère leur situation est interchangeable. Il n'est guère que les Pins pour avoir des espèces inséparables. Pour les Hêtres toutes les variations sont possibles, ce qui ne signifie pas qu'elles soient indifférentes.

Ainsi on peut trouver sous les Hêtres certaines espèces comme *Hygrophorus eburneus* ou *Russula cyanoxantha* qu'on trouvera tout aussi bien sous les sapins. Leur présence n'a donc pas d'autre sens qu'elle-même, c'est-à-dire qu'elles sont là comme elles pourraient être partout ailleurs. Au contraire la présence de Lactarius pallidus, lié au Hêtre en terrain calcaire, indique déjà que le Hêtre est chez lui. Bien plus, la présence de *Clavaria versatilis* et d'*Hygrophorus poetarum* indiquera, de par sa rareté même, quoiqu'il s'agisse d'espèces strictement fagicoles, que la Hêtraie est vraiment sur son terrain d'élection, comme le prouve encore le fait que ces deux espèces ne se trouvent ensemble que là où la Hêtraie atteint son maximum de densité possible.

C'est pourquoi faire la statistique de toutes les espèces qui croissent par exemple sur un hectare de forêt ne peut donner que des résultats ininterprétables. On aura en effet pêle-mêle des saprophytes purement de hasard, et parmi les mycohiziques aussi bien ceux qui se trouvent partout que les plus spéciaux. Il y a donc une hiérarchie à établir entre toutes ces espèces. Laissant de côté les ubiquistes ou les indifférents, il faut s'attacher aux espèces spécifiques de la forêt qu'on étudie, et on peut conclure sans se tromper que plus y sont communes les espèces rares qui sont spéciales à cette formation forestière, plus cette forêt a de chances d'être à sa place et la plus parfaite sera celle où il y en aura le plus. Ainsi le Hêtre peut héberger *Boletus edulis, reticulatus, aereus* et *pinicola*, et il est rare qu'il n'héberge pas l'un ou l'autre,

Il arrive aussi qu'il les héberge les quatre, mais on voit à l'œil nu que c'est seulement là où se trouvent des Hêtres parfaits, nombreux et de pleine venue.

Considérons le cas du Chêne. Deux champignons lui sont particulièrement liés, et d'une manière presque exclusive : *Hygrophorus penarius* et *Russula*. Mais il s'en faut de loin qu'on les trouve sous tous les Chênes. Ces champignons ne se présentent dans l'Est que dans les terrains chauds, graveleux, légers, bien exposés, où seul le Chêne peut croître normalement et où de toute évidence il n'y a jamais eu que lui. On peut dire que ce sont des espèces caractéristiques de la Chênaie originelle. Le forestier pourra donc conclure à leur vue que le Chêne est là chez lui et qu'il est inutile d'y favoriser une autre essence, alors que des centaines d'autres espèces n'auraient pas de sens, les spécifiques du Chêne étant en nombre très restreint, et cette essence accueillant généreusement tous les ubiquistes.

En résumé, on peut dire que plus un arbre héberge de champignons mycorhiziques, et parmi ceux-ci plus il en héberge de ceux qui lui sont propres, plus grandes sont les chances pour qu'il se trouve placé dans la biocénose la plus favorable.

Si du plus particulier on veut passer au plus général, une autre statistique va nous fournir un autre sujet de réflexions. Nous trouvons sur le seul territoire de notre commune la presque totalité des espèces des genres *Amanita*, *Lactarius*, *Russula*, *Boletus*, *Clavaria*, *Cantharellus*, à l'exclusion des espèces de haute montagne ou franchement du Midi. Il en est certainement de même sur tout le territoire de notre proche région. Quand on sait d'autre part qu'ici justement la forêt loin d'avoir à être protégée, est une puissance menaçante, qu'il faut se défendre contre elle et qu'elle réenvahit avec une extraordinaire rapidité tous les territoires qu'on abandonne, on ne peut pas ne pas établir de relation entre la présence quasi totale des genres mycorhiziques et cette tyrannique vocation forestière. Quant à savoir si les Champignons conditionnent la forêt ou réciproquement, la question est mal posée. Les arbres trouvent leur meilleure place où les Champignons trouvent la leur, et il faut une large coïncidence de conditions de terrain et de climat pour que les uns et les autres trouvent leur perfection.

*
* *

Un autre caractère de nos forêts, c'est leur santé exemplaire. Depuis trente ans que nous herborisons dans cette région, il nous a été impossible de découvrir en forêt le moindre Polypore parasite, et quand nous voulons en voir, nous devons aller en montagne à la limite supérieure du Chêne puis du Hêtre, ou visiter les arbres isolés et ceux du long des routes. Nous avons vu à propos d'*Armillariella mellea* qu'en forêt elle n'est que saprophyte et que son parasitisme n'éclate que dans les vergers. Or précisément les arbres isolés et les arbres fruitiers sont extrêmement pauvres en champignons mycorhiziques, quand ils n'en sont pas complètement dépourvus. Ne peut-on en induire que les Champignons mycorhiziques accordent aux arbres auxquels ils sont attachés une véritable immunité contre les parasites, soit qu'ils leur fournissent des substances antibiotiques inconnues, soit plus simplement qu'ils puissent seuls assurer correctement leur nutrition et leur équilibre biologique? Nous sommes tenté de le croire en constatant que les pommiers et poiriers sauvages fructifient régulièrement et ne sont atteints par aucune des maladies qui ravagent les vergers. Et ce n'est pas parce qu'ils sont sauvages. Beaucoup de sauvageons, transplantés en pépinière, y prennent aussitôt le chancre ou la tavelure inconnus dans leurs sites naturels.

On peut remarquer encore que ce sont précisément les arbres auxquels on ne connaît pas de Champignons mycorhiziques qui sont les plus sensibles aux maladies et aux parasites : les Ormes en voie de disparition, les Frênes couverts de Polypores, les Châtaigniers victimes de l'encre (1) et tous nos fruitiers que nous devons gaver d'engrais et infecter de produits chimiques pour pallier les inconvénients de leur serviture. Il est vrai aussi que nos arbres fruitiers sont tous des exotiques, qu'ils n'ont pas de champignons qui leur soient propres en dehors des Entolomes printaniers, qu'il faudrait connaître ceux qu'ils hébergent dans le Caucase par exemple où ils forment des forêts continues, et que dans nos forêts ils sont colonisés par les ubiquistes, comme on peut s'en rendre compte quand on les arrache.

(1) A vrai dire, le cas des Chataigniers est plus compliqué. Ils ne sont pas indigènes dans nos régions et là où ils se sont plus ou moins naturalisés, ils ont été adoptés par les mycorhiziques du Chêne, comme l'avait vu Bässler et comme nous avons tenté de l'expliquer plus haut. Leur fragilité actuelle a des raisons qui nous sont encore inconnues.

Si l'on veut pousser plus loin ces hypothèses et chercher en quoi les Champignons concourent à la nutrition des arbres, une seule réponse paraît possible dans l'état actuel de nos connaissances. Les sols forestiers, s'ils présentent en général une quantité normale d'éléments minéraux solubles et assimilables, sont d'une pauvreté incroyable en azote. La tradition veut que l'azote dont ils ont besoin leur soit fourni par la décomposition des feuilles et des débris végétaux et par le travail des bactéries nitrifiantes. Nous en doutons. Le terreau de feuilles tel que l'obtiennent les jardiniers est très riche en potasse mais très pauvre en azote. Ils le considèrent plutôt comme un amendement, à cause de sa porosité, que comme un engrais. Quand on essaie d'imaginer la quantité d'azote que représente la feuillaison d'un Hêtre, quand on considère d'autre part que la fertilité des forêts est toujours la même depuis des siècles qu'on les exploite et qu'on en extrait un énorme tonnage de produits organiques, il faut bien que la clé de l'énigme soit ailleurs.

Tous les Champignons ont besoin d'azote. Les Saprophytes présentent deux cas différents qui auraient pu fournir pour eux une autre classification : ceux qui le prennent où ils le trouvent, comme les Coprins ou les Panaeolus, qui sont des saprophytes purs (le fumier « blanchi » par les Coprins ne vaut plus grand chose), et ceux qui transforment eux-mêmes cet azote en quantités souvent toxiques pour les autres végétaux, comme *Clitocybe geotropa, Calocybe Georgii* ou *Marasmius oreades*. Ne peut-on croire que les mycéliums des Champignons mycorhiziques jouent le même rôle en faveur des arbres et qu'à leur tour ils profitent d'éléments à nous inconnus qui peuvent sortir des racines? Il semble admis maintenant que toutes les racines, outre leur rôle d'absorption ont aussi un rôle d'excrétion auquel on attribue la toxicité du sol pour une même espèce revenant sans cesse à la même place. Ce phénomène n'ayant pas lieu dans les forêts, il est permis de penser que ce sont les Champignons qui nettoyent le sol des toxines dont ils se nourrissent.

L'exemple des dunes stériles où cependant les Pins consentent à pousser vigoureusement viendrait à l'appui de ces hypothèses. Si on pouvait par un procédé chimique quelconque anéantir la végétation mycorhizique obligatoire de ces arbres sans toucher aux arbres eux-mêmes, il y a gros à parier qu'ils cesseraient de croître ou même mourraient purement et simplement.

Nous ne croyons pas excessif de dire que ces considérations malgré ce qu'elles ont encore d'hypothétique, donnent à la forêt une dimension de plus et la rendent plus intelligible. On en vient à penser que sa vie somptueuse n'est pas faite seulement des troncs, des rameaux et des feuilles qu'on voit, mais tout autant de ce qui se passe au plus secret de la terre. La présence ou l'absence des Champignons eux-mêmes prend une autre signification selon qu'on l'attribue au simple hasard ou à un ensemble de conditions qu'on peut définir et mesurer au point de faire prévoir dans un milieu donné, la présence d'une espèce, si rare qu'elle soit, pourvu qu'elle soit caractéristique.

Nous croyons aussi qu'il y aurait une voie toute nouvelle ouverte dans ce sens à la Mycologie. Malheureusement, l'immensité de la tâche entrevue dépasse complètement les possibilités d'un homme seul. On ne peut la concevoir que comme un travail d'équipe échelonné sur plusieurs générations. Ce serait un beau programme pour nos Sociétés mycologiques qui ont déjà rendu tant de services de s'attaquer à une œuvre qui demande seulement de la patience et des yeux ouverts.

CONCLUSION

Dans notre introduction, nous définissons l'importance de la notion d'écologie pour les Champignons supérieurs, nous montrons que l'intérêt qu'on lui accorde est assez récent, nous faisons l'historique de la question, nous nous arrêtons spécialement aux travaux de Favre et de Lange, et indiquons la méthode que nous nous proposons de suivre grâce aux observations que nous avons pu accumuler sur le même terrain pendant plus de vingt ans, et définissons l'aire géographique de nos recherches pour éviter de donner à nos conclusions une généralité qu'elles n'ont pas. Il s'agit en gros de la Trouée de Belfort et plus particulièrement de la région du Pays de Montbéliard qui s'étend à dix kilomètres aux environs du village de Lougres et qui présente l'avantage d'une grande variété de terrains et d'essences forestières.

I. Nous classons ensuite les Champignons en trois séries : les Saprophytes, les Parasites et les Mycorhiziques. Nous montrons que si pour beaucoup d'espèces la distinction est évidente, pour d'autres elle est bien plus subtile à établir, qu'il y a très peu de parasites réels parmi les Champignons supérieurs, et que certaines espèces peuvent se comporter tantôt comme mycorhiziques et tantôt comme saprophytes. Nous remarquons que certains genres comme *Boletus* sont à peu près totalement mycorhiziques, que d'autres comme *Psalliota* sont entièrement saprophytes, que l'autres enfin comme *Clavaria* ou *Cortinarius* présentent de grandes espèces qui sont mycorhiziques et des espèces de faible

taille qui sont saprophytes. Ces simples constatations permettent d'entrevoir les conclusions qu'on peut tirer de cette étude pour l'identité des espèces, la cohésion des genres et la phylogénie de familles entières.

II. Les saprophytes sont étudiés les premiers et classés selon les substratums qui leur sont nécessaires : fimicoles et coprophiles, humicoles, lignicoles, terricoles, praticoles, foliicoles, divers. Chacune de ces catégories est étudiée à partir d'exemples précis. Nous en distinguons encore le caractère plus générique que spécifique. Nous étudions en particulier les conditions de croissance de *Rhodopaxillus nudus* et de *Clitocybe nebularis*, espèces communes qui permettent de ce fait une foule d'observations commodes et instructives. Observations particulières sur *Marasmius ramealis*, *Mycena corticola*, *Pleurotus serotinus*, *Pleurotus ostreatus*, *Coriolus versicolor*, *Bulgaria inquinans*, *Pluteus patricius et Polyporus giganteus*. L'étude des praticoles fournit également quantité d'observations, et nous examinons de près les conditions de croissance de *Psalliota campestris*, *Bovista gigantea*, *Lepiota aspera*, *Calocybe constricta*. Ensuite sont analysés les foliicoles et les Champignons dont l'habitat est plus ou moins aberrant.

III. Nous analysons et critiquons la notion de parasitisme chez les Champignons supérieurs et aboutissons à la conclusion que ce parasitisme n'est jamais obligatoire mais occasionnel, puisque toutes les espèces parasites peuvent aussi être saprophytes des plantes mortes. Nous le montrons à l'aide de plusieurs exemples, dont celui d'*Armillaria mellea* est le plus curieux et le plus convaincant.

IV. Nous expliquons notre méthode de recherche des mycorhizes, qui consiste à extraire sous une fructification du Champignon à étudier une *carotte de terre* qui permette d'étudier le mycélium et éventuellement d'observer sa symbiose avec les végétaux supérieurs avoisinants. Nous indiquons aussi comme preuve de mycorhizisme le fait que certaines espèces disparaissent aussitôt que leur arbre-hôte meurt, tandis que les saprophytes sont insensibles à cette privation.

V. Nous montrons que le mycorhizisme est un phénomème générique et non spécifique. Des genres entiers sont saprophytes (*Melanoleuca*, *Rhodopaxillus*, *Lyophyllum*, *Clitocybe*, *Collybia*, *Omphalia* etc.), tandis que d'autres sont entièrement ou sauf rares exceptions mycorhiziques (*Amanita*, *Tricholoma* s. r., *Hygrophorus*, *Lactarius*, *Russula*, *Clavaria*, etc.). Puis nous analysons plusieurs cas particuliers, *Amanita rubescens*, *Tricholoma columbetta*, *Clitopilus prunulus*, *Armillariella imperialis*, différents Cortinaires, le cas des Rhodophylles, les Hygrophores, et spécialement *H. Russula*, *penarius* et *poetarum*, espèces peu communes et particulièrement intéressantes. L'examen des Lactaires et des Russules permet des constatations curieuses sur la différence de leur écologie. Ensuite sont examinés les Bolets et quelques cas particuliers, spécialement l'écologie du groupe *Edulis*.

VI. Ce chapitre est consacré à l'examen des rapports entre les arbres et les Champignons et comporte des listes de récoltes dans des lieux donnés ainsi que leur analyse. D'où il ressort que l'étude des Champignons commensaux des arbres est indispensable à la phytosociologie forestière qu'elle complète ou peut expliquer pour une grande part.

CONCLUSION

In our introduction, we define the importance of the notion of ecology for the superior Fungi we show that the interest granted to it is rather recent, we make the history of the subject, we speak especially of FAVRE's and LANGE's works, we indicate the method which we intend to follow, thanks to the observations that we have gathered on the same ground during more than 20 years, and we define the geographical area (of our researches in order to avoid to give a too general meaning to our conclusions. Roughly, our work concerns the « Trouée de Belfort » and more particularly the region of the « Pays de Montbéliard » which stretches at 10 kms round the village of Lougres and which presents a remarkable variety of soils and of forest species.

I. Then, we class the Fungi in 3 séries : Saprophytes, Parasites and Mycorhiziques. We show that, if for many species the distinction is obvious, for others, it is far more subtle to establish, that there are very few real parasites among the supérior Fungi and that some species can be now Mycorhizes, nowSaprophytes. We notice that some genus such as *Boletus* are almost entirely mycorhizic, that others such as *Psalliota* are saprophytes, that, in the *Clavaria* and *Cortinarius*, we can find big species which are mycorhizic and smaller ones which are saprophytes. Those simple ascertainings allow to forcsee the conclusions which can be drawn from that study for identity of species, cohesion of genus and phylogeny of whole families.

II. We study at first Saprophytes and we class them according to the substratums they need : ding mould, wood ground, meadow, leaves, etc. Each of those categories is studied from precises examples.

We distinguish also the yearly (annual) or perannual feature of species, feature of genus rather than of species. We study theconditions of growth of *Rhodopaxillus nudus* and of *Clitocybe nebularis*, common species which allow many convenient and instructive observations. Particular observations on *Marasmius ramealis, Mycena corticola, Pleurotus serotinus, P. Ostreatus, Coriolus versicolor, Bulgaria inquinans, Pluteus patricius et Poly porus giganteus*. The study of Fungi of meadow supplies also a lot of observations, and we examine in details the conditions of growth of *Psalliota campestris, Bovista gigantea, Lepiota aspera, Calocybe constricta*. Then, we analyse the Fungi of leaves and those, whose habitat is more and less aberrant.

III. We analyse and criticize the notion of parasitism in the superior Fungi and come to the conclusion : parasitism is never obligatory but occasional since all the parasite species can be saprophytes of dead plants. We show this with several examples, among which that of *Armillaria mellea* is the most curious and convincing.

IV. We explain our method of research for mycorhizes, which consists in the extraction, under a fructification of the Fungus to study, of a sample of ground which allows to study the mycelium and eventually to observe its symbiosis with the surrounding superior plants. We indicate also as a proof of mycorhizism the fact that some species disappear as soon as their host-tree dies, whereas the saprophytes do not feel that privation.

V. We show that mycorhizism is a phenomena of genus and not of species. whole genus are saprophytes (*Melanoleuca, Rhodopaxillus, Lyophyllum, Clitocybe, Omphalia,* etc.) whereas others are entirely, save rare exceptions, mycorhizic (*Amanita, Tricholoma* s. r., *Hygrophorus, Lactarius, Russula, Clavaria,* etc). Then we analyse several peculiar cases, *Amanita subescens, Tricholoma columbetta Clitopilus prunulus, Armillariella imperialis,* different Cortinarius, the case of Rhodophyllus, the Hygrophorus and especially *R. russula, penarius and poetarum,* uncommon and interesting species. The study of Lactaires and Russules allows curious ascertainings about the difference of their ecology. Then, we examine Bolets and some pecular cases, especially ecology of *Edulis* group.

VI. This chapter treats deals with the relations between trees and Fungi and presents lists of crops in determined places and their analysis. Thus, it can be seen that the study of Fungi that live with trees is indispensable to the forest phytosociology to which it gives a complement and often an explanation.

BIBLIOGRAPHIE

Bassler K. (1944). Untersuchungen über die Pilzflora der Pfälzer Kastanien-Wälder. *Mitteilungen der Pollichia.* N. F. **12** : 3-87.

Baxter D. V. (1934). Pathology in forest practice. J. Wiley and Sons CO. New-York.

Boudier E. (1901). Influence de la nature du sol et des végétaux qui y croissent sur le développement des Champignons. *Bull. Soc. myc. France.* **17** : 55-71.

Buller. A. H. According to Falck (1902). The mycelium of Coprinus domesticus, Beiträge zur Biologie der Pflanzen B. VIII, p. 317.

— (1924) B. III, p. 177 sqq.

— (1931) B. IV, p. 94-134. Conditions de développement de Cop. dom. *bot. Gesell,* **60** : 218-231.

Chastukhin V. J. (1948). Analyse écologique de la décomposition des résidus végétaux dans les jeunes plantations de pins. *Pochwovedenie.* S.S.S.R. 1948(n° 2, 87-99.

Costantin J. (1924). Remarques sur les relations des arbres avec les Champignons souterrains. *C.R.A.C., Sc. Paris,* **178** : 158-161.

— (1925). Remarques sur les cultures asymbiotiques. *Rev. Path. végét. et d'Ento. Agric.* **12** ; 191-200.

Favre J. (1948). Des associations fongiques des hauts-marais jurassiens et de quelques régions voisines. *Matériaux pour la Flora cryptogamique suisse.* **10**, 230.

Ferry R. (1887). Espèces acicoles et foliicoles. *Revue Myc.* **9** : 42-47.

— (1892). Espèces calcicoles et silicicoles. *Rev. myc.* **14** : 146-155.

Friedrich K. (1942). Pilzökologie in den Otztaler Alpen. *Ber. deutsch. bot. Geseel,* **60** : 218-231.

Gilbert E. J. (1928). La Mycologie sur le terrain. Lib. Le François. Paris.

Garinger J. (1946). Ecology of the larger fungi. *Trans. Brit. myc. Soc.* **29** : 52-63.

GRASSÉ P. P. et HEIM R. (1950). Un *Termitomyces* sur meules d'un *Ancistrotermes* africain. *Revue Scient.* N° **3305**, Janvier 1950, 88e année, 11-3-13.

GUINIER Ph. (1930). Les maladies des arbres et les altérations des bois d'origine cryptogamique au point de vue forestier. *Bull. de la soc. des amis et anciens élèves de l'éc. nat. des Eaux et Forêts*, n° **9**.

— (1933). Sur la biologie de deux Champignons lignicoles. *C. R. de la soc. de biologie de Nancy*. Tome **112**, p. 1363.

(1937). Sur la formation des ronds de sorcières et le fonctionnement physiologique des mycorhizes ectotrophes. *Ann. Sc. nat. Bot.* 10e Série. T. **19** .291-298.

— (1949). Les Champignons et la forêt. *Soc. Hist. nat. Afr. Nord, Mém. Hors-série*, t. **2**, trav. bot. dédiés à René Maire, pp. 137-145.

HAAS H. (1933). Die bodendewohnden Grosspilze in den Waldsformation einiger Gebeide von Wurttemberg. *Beit bot. Centralbl.* B. **50** : 35-134.

HALLER R. (1948). Quelques observations sur les Bolets des forêts d'Epicéas et de Mélèzes. *Schweiz. Z. Pilzkde* 1928, **26**, n° 6 : 77-9.

HOW J. E. (1941). The mycorhizal relations of Larch, II *Ann. bot.*, **5**. *Dansk bot. Archiv.* **4** :1-10.

HEIM R. (1931). Le genre *Inocybe*. Le chevalier, Paris.

— (1942). Les Champignons destructeurs du bois dans les habitations. Circulaire série H. N° 1 de l'Institut technique du bâtiment et des Travaux publics, Paris, 1942.

— Nouvelles études descriptives sur les Agarics termitophiles d'Afrique tropicale. *Arch. du Museum Nat. d'Hist. Nat.*, 6e Série, t. **18**.

ISTVANFFI G. (1904). Deux nouveaux ravageurs de la vigne en Hongrie. *Ann. Inst. Amp. v. hongrois*, t. **3**.

JOACHIM (1914). Contribution à la flore mycologique du Territoire de Belfort. Thèse Pharm., Lhomme éd. Paris.

LANGE J. (1923). Studies in the Agarics of Denmark, 5. *Dansk bot. Ark.* **4** : 1-10.

LANGE, MORTEN (1948). The Agarics of Maglemose, a study on the ecology of Agarics. *Dansk bot. Ark.* **13** : 1-141.

LEUBA F. (s. d.). Les Champignons comestibles et les espèces vénéneuses. Delachaux et Niestlé, Neuchatel.

MCCOMB A. L. (1938). The relations between mycorrhizae and the developpement and nutricnt absorption of pine seedlings in a praire nursery. *Journal For.* **36** : 1148-1154.

MAIRE, DUMEE et LUTZ (1901). Prodrome d'une flore de la Corse. *Bull. Soc. myc. France*, **4** : 179 sqq.

MALENÇON G. (1938). L'horizon mycologique automnal des forêts du Moyen-Atlas dans la région d'Azrou. *Bull. Soc. Sc. nat. Maroc*, **18** : 62-72.

MANGENOT F. (1952). Recherches méthodiques sur les Champignons de certains bois en décomposition. *Rev. gén. Bot.*, **59**, pp. 381-99, 439-71, 477-519, 544-55.

MANGIN L. Introduction à l'Etude des mycorhizes des arbres forestiers. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris*, **5**, **2** : 243-278.

Melin E. (1921). Ueber die Mycorrhizenpilze von *Pinus sylvestris* und *Picea Abies*. *Vorläufige Mitt. Svensk Bot. Tidskr.* **15** : 192-203.

— (1922). On the mycorrhizas of Pinus sylvestris. *Jour. Ecol.* **9** : 254-257.

— (1922). Untersuchungen über die Bedeutung der Baummycorrhizae. Eine Okologische physiologische Studie. 152 p. (Iena, Fischer.)

Miller F. J. (1938). The influence of mycorrhizae on the growth of shortleaf Pine seedlings. *Jour. For.* **36** : 526-527.

Mitchell, Finn et Rosendahl (1937). The relations between mycorrhizae and the growth and nutrient absorption of coniferous seedlings in nursery beds. *Black Rock Forest Papers*, **1** : 58-73.

Parker-Rhodes A. F. (1949). The basidiomycetes of Skokholm-Island. *New Phytologist*, **50** : 227-243.

Pennington L. H. 1908). Mycorrhiza-producing Basidiomycetes. *Michigan Acad. Sc. Rep.*, **10** : 47-50.

Peyronnel B. (1917). Prime osservazioni su'la distribuzione degli imenomiceti umicoli e sui probabili rapporti colle micorize ectotrofice delle fanerogame. *Atti d. R. Ac. d. Lincei* 5 a, **26** : 326-332.

— (1921). Nouveaux cas de rapports mycorhiziques entre phanérogames et basidiomycètes. *Bull. Soc. myc. Fr.*, **37** : 143-148.

Romell L. G. (1930). The ecological problem of mycotrophy. *Ecology*, **20** : 163-167.

Rosendahl R. O. (1942). The effect of mycorhizal and non-mycorhizal fungi on the availability of difficulty-soluble potash and phosphate minerals. *Proc. Soil Sc. Soc. Amer.*, **7** : 477-479.

— (1943). Mycorhizae and forest-trees : their nutritional, ecological and cultural importance. Ph. Thesis. University of Wisconsin.

Rosendahl R. O. and S. A. Wilde (1942). Occurence of ectotrophic mycorrhizal fungi in soils of cut cover areas and sand dunes. *Bull. Soc. Ecol. Amer.*, **23** : 73.

Santos N. (1951). Notes on portuguese mycorrhizae. *Direcção geral dos serviços florestais e aquicolas*, vol. XVIII, tome II, Lisbonne.

Scharfetter R. (1908). Eine Pi'zeausstellung. Stattgymnasium in Willach Carinthia. *Mitteilungen der Naturist. Landesmuseum für Käten*, **2** : 1066164.

White D. P. (1941). Frairie soil as a medium for tree growth. *Ecology*, **22** : 309-407.

Wilde S. A. (1937). The use of liquid humate fertilizers in forest nurseries. *Jour. forestry*, **33** : 503-508.

Young H. E. (1936). A mycorrhiza-forming fungus of Pinus. *Jour. Austr. Inst. Agr.*, **2** : 32-34.

INDEX PRAECIPUARUM SPECIERUM

Les espèces citées ici l'avaient été dans la première rédaction au sens de KONRAD et MAUBLANC. On s'est efforcé dans cette rédaction définitive de s'en tenir au sens de la Flore de KÜHNER et ROMAGNESI. Il se peut pourtant que certaines rectifications nous aient échappé.. Le lecteur voudra bien nous le pardonner, puisqu'il s'agit toujours d'espèces communes et ne prêtant à aucune confusion. C'est aussi pourquoi nous nous sommes permis de n'alourdir aucun nom spécifique de son nom d'auteur.

Aleuria vesiculosa 32
Amanita caesarea 62 66 86
— fulva 64 68
— malleata 67
— muscaria 64 66
— ovoidea 56
— rubescens 66 67
— solitaria 67
Armillariella mellea 25 26 28 40 58
— imperialis 73
Boletus aereus 99
— edulis 62 99
— elegans 61
— granulatus 66 97
— luridus 26
— luteus 98
— parasiticus 97
— pinicola 99
— reticulatus 72 99
Bolets des lisières 104
Bovista gigantea 48
Bulgaria inquinans 42
Calocybe constricta 48 53
— Georgii 80
Calodon velutinum 108
Cantharellus 61
Clavaria botrytis 90 107
— flava 76 90 107
— formosa 107
— versatilis 107
Clitocybe cyathiformis 39
— gigantea 35 45
— geotropa 45
— infundibuliformis .. 50
— maxima 45
— nebularis 36 37 45 52
— vermicularis 38
Clitopilus orcella 44 72
— prunulus 44 72
Collybia cirrhata 52
— hariolorum 50
— tuberosa 52
Coprinus atramentarius 30
— comatus 30
— hemerobius 30
— niveus 30
— radiatus 30
— sterquilinius ... 29 30
— velox 30
Coriolus versicolor 40 42
Cortinarius coerulescens .. 76 90
— largus 75
— paleaceus 76
— praestans 75
Cystoderma 54
Dermoloma 55
Dryodon coralloides 39
Entoloma lividum 79
Entolomes printaniers 50
Gomphidius viscidus 105
Hébélomes 78
Hygrophorus amoenus 84
— conicus 119
— eburneus 71
— fornicatus 84
— gliocyclus 51
— hypothejus 91
— nitratus 84
— niveus 83
— olivaceoalbus. 91 92
— penarius 76 85 86 114
— poetarum .. 88 108
— pratensis 84
— psittacinus 84
— puniceus 84
— pustulatus 92
— Russula 86 114
— unguinosus 84
— virgineus ... 84 90
Inocybes 99
Inonotus hispidus 99
Ithyphallus impudicus 59

Laccaria laccata 44
Lactaires 52
Lepiota acutesquamosa 48
— Badhami 39
— haematosperma 39
— procera 34 35
— rhacodes 34
Lyophyllum 71
Marasmius alliaceus 50
— androsaceus 50
— buxi 28 50
— orcades 45
— perforans 21 50
Marasmius ramealis 21 41
Morchella rotunda 51
Mycena corticola 39
— galericulata 39
— mucor 49
— vulgaris 50
Panaeolus 32
Paxilles 104
Pholiota aegerita 26
— dura 32
— mutabilis 40
— praecox 32
— squarrosa 57
Pleurotus Ostreatus .. 26 41 42
— serotinus 14
Polyporus cristatus 118
— giganteus 43
— ovinus 118
— umbellatus 57
Psalliota campestris 19 36 37 46 83
— hortensis ... 19 20 30
Queletia mirabilis 92
Relevés d'espèces .. 112 113 114 115
Rhodopaxillus irinus 45
— nudus 36 37 45 53
— Panaeolus .. 83 45
Rhodophylles 78
Russules ..... 94 sqq.
Sarcodon 111
Strobilomyces strobilacea 104
Stropharia aeruginosa 32
— merdaria 32
— semiglobata 31
Trachypus 113
Trametes gibbosa 56
Termitomyces 34
Tricholoma acerbum 10
— albobrunneum ... 69
— columbetta 68 69
— equestre 68
— flavobrunneum ... 68
— pessundatum 68
— portentosum 68
— psammodum 69
— sejunctum 68
— sciodes 69
— terreum 26
— ustale 68
— vaccinum 92
— virgatum 68
Volvaria bombycina 38
— loveyana 34 52
— media 34
— pusilla 33
— trilobata 34
— volvacea 38

TABLE DES MATIERES

du mémoire de Georges BECKER

Observations sur l'écologie des Champignons supérieurs

Introduction ..... p. 15
Définitions 25
Les saprophytes 28
Les parasites 54
Recherche des mycorhizes 61
Les champignons mycorhiziques 64
Les champignons et les arbres 111
Conclusion 123
Bibliographie 126
Index specierum ..... 128 bis

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

SYMBIOSE ET FACTEURS VITAMINIQUES

Vu et approuvé :
Besançon, le 24 Juin 1953.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
L. GLANGEAUD.

Vu et permis d'imprimer :
Besançon, le 28 Juin 1953.

Le Recteur,
R. DOUCET.